



Anatomía funcional de *Turiasaurus riodevensis*
(Dinosauria, Sauropoda)

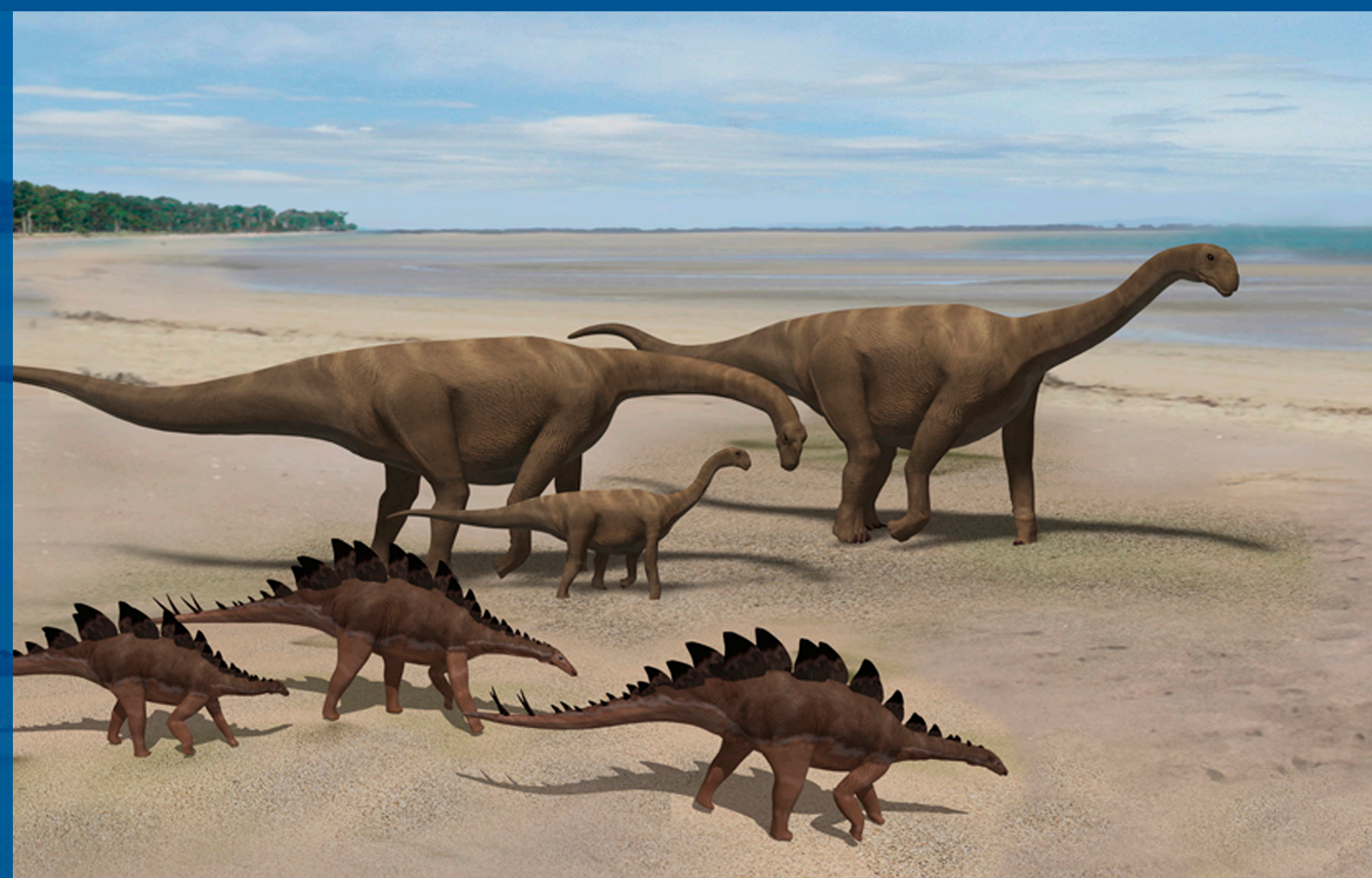
Francisco Gascó Lluna
Tesis doctoral

2015



Anatomía funcional de *Turiasaurus riodevensis* (Dinosauria, Sauropoda)

Francisco Gascó Lluna
Tesis doctoral



Facultad de Ciencias



MEMORIA DE TESIS DOCTORAL

ANATOMÍA FUNCIONAL DE *TURLASAURUS*
RIODEVENENSIS (DINOSAURIA, SAUROPODA)

Francisco Gascó Lluna

Octubre 2015



Tesis Doctoral

Dirigida por:

Luis Alcalá Martínez

Codirigida por:

Plinio Montoya Belló

Bajo la tutela de:

José Luis Sanz García

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA. ÁREA DE PALEONTOLOGÍA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID

Memoria presentada por D. Francisco Gascó Lluna para optar al grado de Doctor en Ciencias (Biológicas) por la Universidad Autónoma de Madrid, bajo la dirección de los doctores:

LUIS ALCALÁ MARTÍNEZ, director gerente de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis.

PLINIO MONTOYA BELLÓ, profesor titular del Área de Paleontología del Departamento de Geología de la Universidad de Valencia.

Y bajo la tutela del doctor:

JOSE LUIS SANZ GARCÍA, catedrático del Área de Paleontología del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma de Madrid.

“Cada científico tiene sus propias preguntas que resolver, sus propias obsesiones que perseguir. Pero compartimos ese impulso por descubrir. Quizá eso es lo que significa ser hijo de la Casa de El”.

Zor-El de Krypton (*Supergirl* #0, 2012)

A aquellas personas que quisieron estar a mi lado en el momento de presentar esta tesis, pero que ya se fueron: mi abuela Concha, que siempre toleró que llenara su casa de dinosaurios de plástico; mi abuela Julia, que se enorgullecía al verme llegar a casa tras una excavación; mi tío Ricardo, que siempre me llamaba *Diplodocus*, probablemente por ser el único dinosaurio que conocía; a mi amigo Jose, un enamorado de los saurópodos, gran compañero de universidad, zoólogo y docente que el mundo se ha perdido.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido posible gracias a muchas personas que, de una manera u otra y ya fuese desde el ámbito científico o fuera de él, me ofrecieron su apoyo y ayuda durante este tiempo.

En primer lugar, quiero dar las gracias a Luis Alcalá, por ofrecerme realizar esta tesis doctoral, así como por su dirección, junto a mi codirector Plinio Montoya. Así mismo, a José Luis Sanz, que ha sido mi tutor durante estos últimos años, además de constante fuente de inspiración. También a Rafael Royo y Alberto Cobos, por la cantidad de horas pasadas a su lado, de las que tanto aprendí. Al resto de personal de la FCPTD, con quienes siempre estaré en deuda por su ayuda y apoyo durante toda mi estancia. También a docentes, doctorandos y estudiantes del Departamento de Geología de la Universitat de València y del Instituto Cavanilles de Biodiversidad, por su apoyo durante mis estudios y mi posterior inicio de carrera investigadora. A todos mis compañeros y amigos del Departamento de Paleontología de la UCM, el Departamento de Paleobiología del MNCN, Grupo de Biología Evolutiva de la UNED y Área de Paleontología de la Universidad Autónoma de Madrid. A Margarita Belinchón por facilitarme el acceso al material del Museo de Ciencias Naturales de Valencia y su constante interés en el proyecto. A Sandra Chapman y Paul Barrett del Natural History Museum de Londres por su ayuda durante mi corta estancia. A Daniela Schwarz del Museum für Naturkunde de Berlín por facilitarme mi trabajo durante mis dos meses en Berlín en 2010. A Martin Sander de la Universidad de Bonn y al resto de su equipo de trabajo de Biología de saurópodos, sin ellos no me habría convertido en paleohistólogo. Al resto de alumnos del curso de Paleohistología en Bonn. A Mathew Wedel, Mike Taylor y Darren Naish, de quienes tanto he aprendido sobre anatomía y reconstrucción de saurópodos. A mis compañeros blogueros apasionados por la divulgación científica por alimentar día a día mi motivación en este campo. Por último, al equipo de divulgación de Hablando de Ciencia y Desgranando Ciencia con Rubén Lijó a la cabeza, por contar conmigo en semejante aventura desde el principio.

Un trabajo como una tesis no es sólo posible gracias a la ayuda desde el ámbito científico. Y por ello es justo agradecer a familia y amigos por tanto apoyo y paciencia. A mis padres y hermanas, por alimentar y aguantar mi pasión desde niño. A mis amigos de

Valencia por su paciencia durante tantos años oyendo hablar de dinosaurios. A mis compañeros de Universidad, con quienes no había distinción entre “batas” y “botas”, ya que todos compartíamos y celebrábamos nuestra pasión por la ciencia de la vida. A la redacción de Men’s Health España, en especial a Jordi y Julio. A Jorge y Nahúm, porque merecéis mención aparte. A tantos amigos repartidos por Madrid, Barcelona, Londres y tantos otros lugares, por su apoyo incondicional. A todos mis compañeros de aficiones: cinéfilos, seriéfilos, apasionados de la ciencia ficción de Gatercon, AFIJ, La Fortaleza, cosplayers, amigos jurásicos, Universal Spain, Reebok España, Wolffitters, espartanos y crossfiteros. A todos aquellos a quienes no he mencionado pero me habéis apoyado en todo este camino. A Iñaki, porque sin ti no habría llegado al final.

Esta tesis ha sido posible gracias a una Beca de Formación de Profesorado Universitario del Ministerio de Educación (Ref. AP2008-00846). La estancia en el NHM de Londres fue financiada por una Beca Synthesis. Esta investigación ha contado con el soporte del Ministerio de Ciencia e Innovación y del Ministerio de Economía y Competitividad del Gobierno de España (proyectos CGL2009-07792 DINOSARAGÓN y CGL2013-41295-P DINOTUR), del Departamento de Educación, Universidad, Cultura y Deporte del Gobierno de Aragón, del Departamento de Industria e Innovación del Gobierno de Aragón y Fondo Social Europeo (Grupo de Investigación Consolidado FOCONTUR, E62) y del Instituto Aragonés de Fomento.

Anatomía funcional de *Turiasaurus riodevensis* (Dinosauria, Sauropoda)

Francisco Gascó Lluna

1. Introducción

1.1. Consideraciones iniciales

1.1.1. La “Hipótesis de Evolución del Gigantismo en Saurópodos”

1.2. Marco geográfico y geológico

1.3. Antecedentes históricos

1.3.1. Los dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo

1.3.2. El hallazgo del dinosaurio de Losilla

1.3.3. Los hallazgos de Riodeva

1.4. Los dinosaurios saurópodos

1.4.1. *Turiasaurus* y el clado Turiasauria

1.5. Objetivos e hipótesis de la Tesis Doctoral

2. Material y metodología

2.1. Nomenclatura y abreviaturas

2.2. Metodología de campo

2.3. Metodologías de laboratorio

2.3.1. Preparación paleontológica

2.3.2. Técnicas paleohistológicas

2.4. Metodologías de estudio

2.5. Material estudiado

2.5.1. *Turiasaurus riodevensis*

2.5.2. *Losillasaurus giganteus*

3. Estudio del cuello y reconstrucción muscular

3.1. Introducción

3.2. Metodología de inferencia filogenética (EPB)

3.3. Musculatura craneomandibular

3.3.1. Musculatura en el marco filogenético

3.3.2. Reconstrucción muscular en *Turiasaurus*

3.4. Musculatura axial anterior

3.4.1. Musculatura en el marco filogenético

3.4.2. Reconstrucción tendinomuscular en *Turiasaurus*

3.5. Discusión

4. Neumaticidad postcraneal

4.1. Introducción

4.2. Antecedentes

4.3. Correlatos osteológicos de neumaticidad postcraneal

4.4. Estructuras neumáticas en Turiasauria

4.5. El lugar de Turiasauria en la evolución de la neumaticidad

4.6. Discusión

5. Paleohistología

5.1. Introducción

5.1.1. Bases de la paleohistología

5.1.2. Antecedentes en paleohistología de saurópodos

5.2. Material y métodos

5.2.1. Terminología

5.2.2. Material estudiado

5.3. Estudio histológico

5.3.1. Descripción de los tejidos óseos

5.3.2. Estimación de grado de madurez

5.4. Discusión

6. Estimación de tamaño y reconstrucción corporal

6.1. Estimación de tamaño

6.1.1. Introducción y antecedentes

6.1.2. Estimación de tamaño clásica

6.1.3. Estimaciones de masa y tamaño numéricas

6.2. Reconstrucción corporal

6.2.1. Introducción y metodologías

6.2.2. Reconstrucción esquelética

6.2.3. Reconstrucción corpórea

6.3. Discusión

7. Presión de depredación y evolución del gigantismo

7.1. Introducción

7.1.1. Relación entre depredadores y presas de gran tamaño

7.2. Estudio de los dinosaurios terópodos de la Formación Villar del Arzobispo

7.2.1. Estudio de dientes terópodos aislados

7.2.2. Estudio de icnitas terópodos de gran tamaño

7.3. Discusión

8. Conclusiones

8.1. *Turiasaurus* en la “Hipótesis de la Evolución del Gigantismo en Saurópodos”

8.2. El estudio paleobiológico de *Turiasaurus* y su reconstrucción

8.3. Turiasauria, grupo hermano de Neosauropoda

9. Referencias bibliográficas



1. Introducción

- 1.1. Consideraciones iniciales
 - 1.1.1. La “Hipótesis de Evolución del Gigantismo en Saurópodos”
- 1.2. Marco geográfico y geológico
- 1.3. Antecedentes históricos
 - 1.3.1. Los dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo
 - 1.3.2. El hallazgo del dinosaurio de Losilla
 - 1.3.3. Los hallazgos de Riodeva
- 1.4. Los dinosaurios saurópodos
 - 1.4.1. *Turiasaurus* y el clado Turiasauria
- 1.5. Objetivos e hipótesis de la Tesis Doctoral

1.1. Consideraciones iniciales

Los dinosaurios son un grupo de vertebrados que apareció durante el periodo Triásico y dominaron los ecosistemas terrestres durante todo el Mesozoico, al final del cual se extinguieron la mayoría de grupos, sobreviviendo únicamente las aves hasta nuestros días. Los dinosaurios saurópodos (Figura 1.1.), fitófagos caracterizados por sus cuellos y colas largos y sus patas columnares, son los vertebrados más grandes que han pisado la superficie terrestre. Esta característica, el gran tamaño, fue temprana en aparecer en la evolución del grupo y quedó como sello distintivo del clado (Dodson, 1990) Precisamente por sus tamaños gigantescos, estos gigantes siempre han interesado a los paleontólogos, debido a su anatomía, que muestra evidencias de sus adaptaciones para llegar a tan extremos tamaños (Sander *et al.*, 2010).

El tamaño de un ser vivo está ligado a su plan corporal o “*bauplan*”, su historia de vida y su ecología (Clutton-Brock & Harvey, 1983; Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984; Alexander, 1998; Hunt & Roy, 2005; Makarieva *et al.*, 2005; Bonner, 2006). La evolución del tamaño corporal y la relación entre el tamaño y otras características de una especie ha cobrado interés en años recientes porque se ha revelado que las innovaciones evolutivas van de la mano de los cambios de tamaño en diversos linajes. Así, el aumento o disminución de tamaño aparece ligado a la aparición de nuevos diseños, así como a procesos heterocrónicos, teniendo como resultado cambios en morfología (Long & McNamara, 1995, 1997a,b; McNamara, 1997; McNamara & McKinney, 2005). Por lo tanto, la anatomía de los dinosaurios saurópodos y su evolución a lo largo del clado está ligada a su gran tamaño (Sander *et al.*, 2010).

En 2006 se publicó el saurópodo *Turiasaurus riodevensis*, el lagarto de Teruel (“Turia” es una antigua palabra de la que deriva Teruel) hallado en Riodeva (localidad donde se localiza el yacimiento) (Royo-Torres *et al.*, 2006). Las diferencias observadas en este nuevo saurópodo fueron evidentes respecto a otros saurópodos previamente descritos en la península, como *Aragosaurus*, *Losillasaurus*, *Lourinbasaurus*, *Dinheirosaurus* o *Lusotitan*. Su valor no sólo radicó en ser un saurópodo completamente nuevo, sino en tratarse de uno de los mayores dinosaurios del mundo, y más tratándose de un eusaurópodo no neosaurópodo (Figura 1.1.). Hasta el momento de su descubrimiento, todos los saurópodos gigantes que

se conocían pertenecían a Neosauropoda y habían sido descubiertos en el continente americano (*Seismosaurus*, *Brachiosaurus* y *Sauroposeidon* en Norteamérica; *Argentinosaurus* y *Puertasaurus* en Sudamérica) o africano (*Paralititan* y *Giraffatitan*). Así pues, *Turiasaurus* es el primer dinosaurio gigante descrito en Europa (Royo-Torres *et al.*, 2006). El estudio de las relaciones filogenéticas de *Turiasaurus* publicado en el artículo original, además, reveló que este saurópodo estaba emparentado con *Losillasaurus* y *Galveosaurus*, y que probablemente este clado podría relacionarse con formas poco conocidas como *Cardiodon*, *Neosodon* e, incluso, al menos un taxón de la Formación Tendaguru en Tanzania representado por material fragmentario (Royo-Torres & Cobos, 2009). Más recientemente se ha publicado un nuevo representante del clado, *Zby atlanticus*, en el grupo Lourinha (Portugal) por Mateus *et al.* (2014) basado en una cintura escapular y extremidad anterior derechos y material fragmentario. Por lo tanto, este clado, denominado Turiasauria (Royo-Torres *et al.*, 2006), podría representar una de las primeras radiaciones de dinosaurios gigantes, y pudo haber tenido una distribución mayor de la pensada.

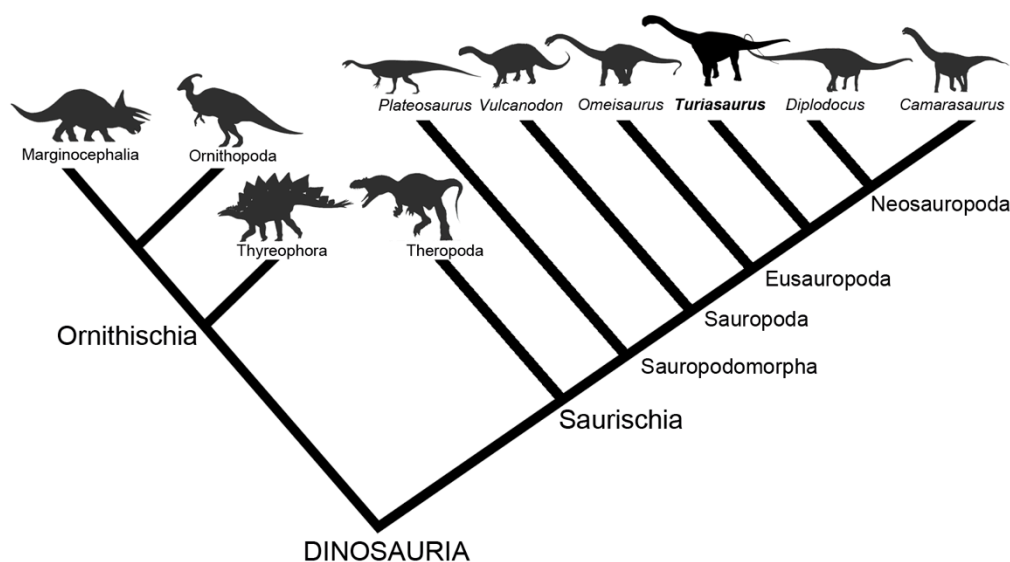


Figura 1.1. Cladograma representando los principales grupos de dinosaurios, sobre el que se ha detallado la filogenia de los dinosaurios saurópodos para destacar la posición de *Turiasaurus*.

El material recuperado de este saurópodo constituye uno de los más completos publicados hasta la fecha en el país, incluyendo tanto esqueleto axial como apendicular, en buen estado de conservación. Además, de todos los saurópodos que podemos considerar “supergigantes”, es el más completo. Por todo ello, constituye un material muy apropiado para el estudio de la biología de estos saurópodos.

1.1.1. La Hipótesis de Evolución del Gigantismo en Saurópodos

El creciente interés en la biología de los dinosaurios saurópodos ha desembocado en la formación de diversos grupos de trabajo alrededor de este tema. Sander y colaboradores (2010) propusieron buscar la relación entre las características del plan corporal o “*bauplan*” de los saurópodos potencialmente más informativas sobre su biología (Long & McNamara, 1995, 1997a,b; McNamara, 1997; McNamara & McKinney, 2005). En concreto se estudiaron las implicaciones biológicas de la anatomía de sus cuellos, su sistema respiratorio y neumático, su dentición y sistema digestivo, su sistema nervioso y órganos de los sentidos, la evolución de su tamaño y escalado de sus órganos, su fisiología y termorregulación, así como su reproducción, historia de vida y crecimiento (Sander *et al.*, 2010). Fruto de su extenso análisis, propusieron que el gigantismo en saurópodos fue posible gracias a la combinación de una serie de caracteres plesiomórficos (parte de herencia filogenética) e innovaciones evolutivas a diferentes niveles que alimentaban una cascada evolutiva. De entre estas innovaciones, la más importante para obtener el gran tamaño fue probablemente el cuello largo tan característico de los saurópodos.

Según esta hipótesis, el cuello largo les proporcionó una mayor eficiencia en la ingesta de alimento que muchos otros fitófagos, pudiendo poner a su alcance más plantas. Ello debió marcar la diferencia a la hora de extraer más energía de su medio. Este cuello largo, a su vez, sólo fue posible por la posesión de cabezas pequeñas y la extensa neumaticidad de su esqueleto axial, que permitió un aumento de tamaño del cuello manteniéndolo ligero. La cabeza pequeña era viable porque la comida no era procesada en la boca, ya que la masticación y procesado habrían limitado la tasa de ingesta de alimento. Las relaciones de escalado entre el tamaño del tracto gastrointestinal y su tasa metabólica basal (TMB) sugieren que los saurópodos compensarían la falta de reducción de tamaño de las partículas ingeridas con largos periodos de retención a pesar de esa alta tasa de ingesta (Sander *et al.*, 2010; Clauss, 2011; Hummel & Clauss, 2011).

Por otro lado, la neumaticidad de su esqueleto axial fue posible por la evolución de un sistema respiratorio de estilo aviano, cuyo origen está en la base de Saurischia (Perry, 2001; Wedel, 2003a, b, 2005, 2009; O'Connor & Claessens, 2005; Schwarz & Fritsch, 2006; Schwarz *et al.*, 2007a; O'Connor, 2009). Este tipo de sistema respiratorio, además, reduce el coste de la respiración, la gravedad específica y el exceso de calor corporal. Otra innovación heredada de la base de Dinosauria es una tasa metabólica basal alta, que posibilita un crecimiento rápido, gracias al cual se podría llegar a ejemplares de varias toneladas en poco tiempo y llegar a la madurez sexual. La retención del oviparismo plesiomórfico permitió también puestas abundantes para ayudar a la recuperación poblacional, siendo esta posiblemente más rápida que, por ejemplo, en mamíferos fitófagos (Sander *et al.* 2010; Perry *et al.*, 2011).

Así, los reptiles actuales están limitados a aumentar su tamaño corporal debido a su baja tasa metabólica basal y los mamíferos debido a su masticación y viviparismo. Los dinosaurios ornitíscuos, pese a la alta TMB y oviparismo, desarrollaron procesamiento de alimento, por lo que, aunque alcanzaron mayores tamaños que los mamíferos, no alcanzaron jamás el tamaño de los grandes saurópodos, estando limitados también por la ausencia de neumaticidad y demás ventajas derivadas del sistema respiratorio “aviano”. Sin embargo, en los saurópodos se reunían todas estas características, permitiéndoles alcanzar los mayores tamaños terrestres conocidos (Sander *et al.*, 2010; Preuschoft *et al.*, 2011).

La carrera armamentística entre depredador y presa posibilitó a los terópodos alcanzar tamaños gigantescos. Además, como sauríscuos, también se vieron beneficiados de la neumaticidad, respiración aviana, alta tasa metabólica y oviparismo, posibilitándoles alcanzar grandes tamaños, gracias al cual pudieron depredar sobre los saurópodos. En sentido contrario, el gran tamaño de los terópodos también ejerció una presión de depredación con selección direccional hacia mayores tamaños en las presas (Sander *et al.*, 2010; Clauss, 2011; Preuschoft *et al.*, 2011).

Las relaciones entre todos estos elementos del bauplan y biología de los saurópodos y su entorno están representadas en este gráfico:

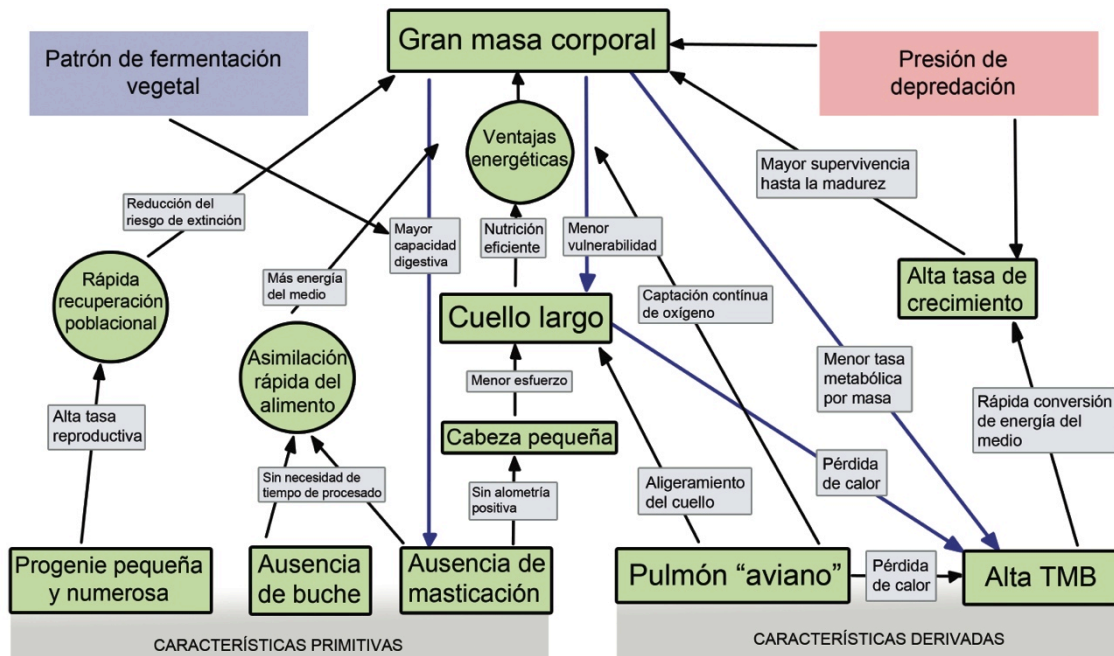


Figura 1.2. Diagrama de flujo de la cascada evolutiva que lleva al gigantismo en saurópodos. Los recuadros y círculos verdes contienen propiedades biológicas de los saurópodos, y las flechas negras indican causalidad evolutiva primaria. La presión de depredación está representado como un factor de selección para el aumento de tamaño. Además de la causalidad primaria, el gigantismo en saurópodos también pudo ser consecuencia de bucles de retroalimentación, representados con flechas azules. Los recuadros grises indican la ventaja evolutiva de las relaciones y bucles. Modificada de Sander *et al.* (2010).

Este tipo de estudios se han realizado habitualmente en neosaurópodos muy bien conocidos como *Giraffatitan* o *Diplodocus*. Sin embargo, tratándose como es *Turiasaurus* de un saurópodo primitivo (eusaurópodo no neosaurópodo), su estudio paleobiológico es de gran interés para el resto de saurópodos, pudiendo éste representar una situación intermedia entre los neosaurópodos y los saurópodos más primitivos.

1.2. Situación geográfica y marco geológico

1.2.1. Situación geográfica

En la presente tesis doctoral se estudian saurópodos procedentes principalmente de yacimientos procedentes de localidades tanto turolenses como valencianas, pero perteneciendo todos ellos al tramo sur del Sistema Ibérico.

En el caso de Riodeva, se trata de un municipio de la Comarca Comunidad de Teruel, en el extremo sur la provincia de Teruel, a unos 42 kilómetros de la capital, y a una altura de 967 metros sobre el nivel del mar. Linda con los términos municipales de Libros, Villel, Cascante del Río y Camarena de la Sierra, así como con la Comarca del Rincón de Ademuz, perteneciente a la provincia de Valencia (Figura 1.3.).

Los yacimientos con dinosaurios en Riodeva se localizan a lo largo y ancho de todo su término municipal. El yacimiento tipo de *Turiasaurus riodevensis*, Barrihonda-El Humero (RD-10) se localiza a apenas 1 km al noreste de la población, en un antiguo campo de labor junto al Barranco de Barrihonda. Por su parte, el yacimiento San Lorenzo (RD-28), que se excavó en el trascurso de la realización de esta tesis doctoral y en el cual se recuperó material perteneciente a otro turiasaurio, se encuentra al norte de la población y se accede a él desde una pista que se encuentra antes de llegar al pueblo desde la Carretera de Cuenca.

Por su parte, Losilla de Aras es una aldea que pertenece al municipio de Aras de los Olmos (hasta 2001 llamado Aras de Alpuente) ubicado en la Comarca de Los Serranos en la provincia de Valencia, a 98 kilómetros de la capital de la provincia y 936 metros sobre el nivel del mar. Linda con los términos municipales de Alpuente y Titaguas, así como con la Comarca de Gúdar-Javalambre en Teruel y con la Serranía Baja de Cuenca (Figura 1.3.).

El yacimiento de La Cañada, donde se encontraron los restos de *Losillasaurus giganteus* se encuentra en el Barranco de Escáiz, a unos 800 metros de la aldea de Losilla siguiendo la antigua carretera a Aras de los Olmos.

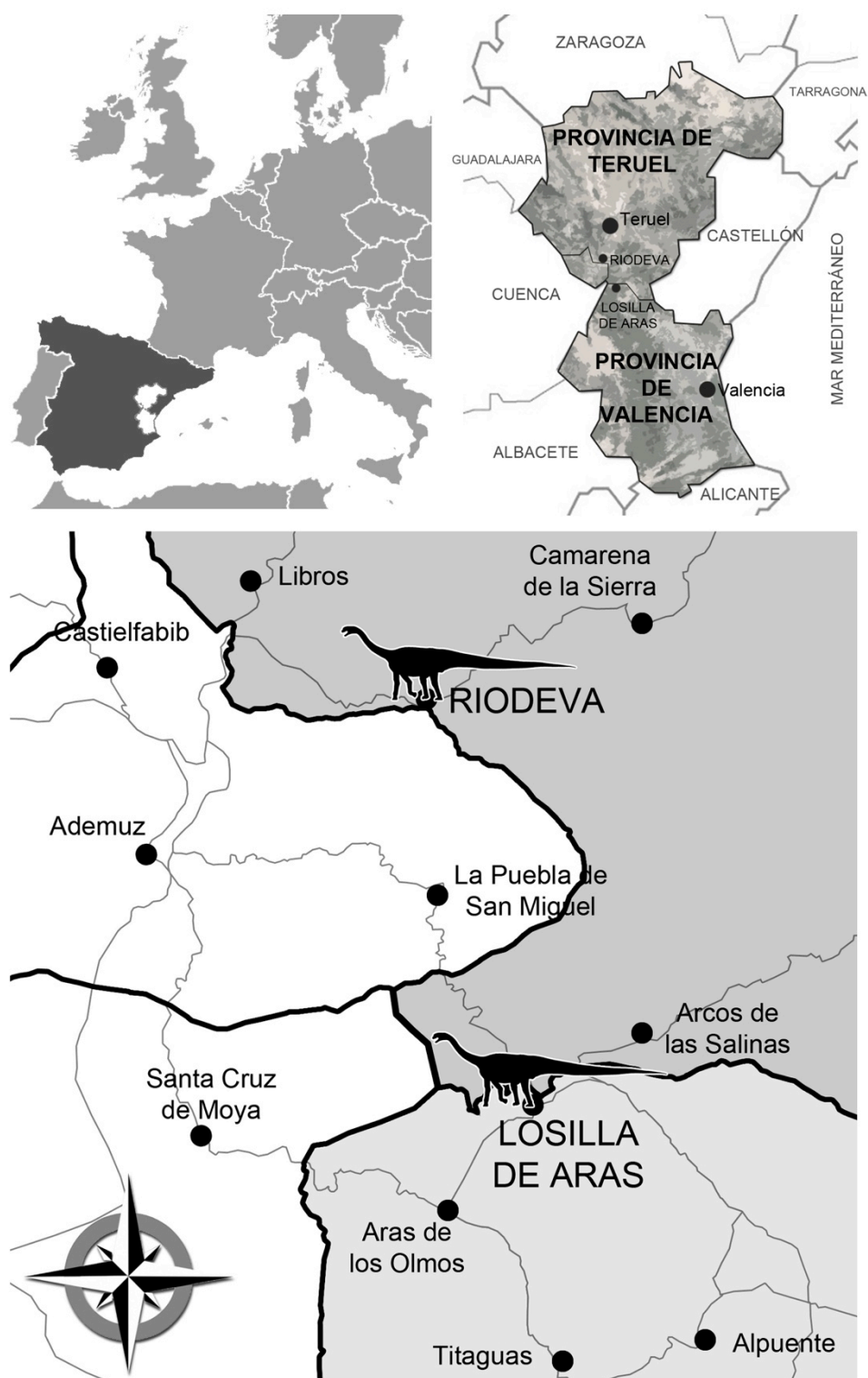


Figura 1.3. Situación geográfica de las provincias de Teruel y Valencia en Europa y España (arriba). Debajo, situación de las localidades de Riodeva y Losilla de Aras en relación a otras localidades cercanas.

1.2.2. Marco geológico

Los fósiles estudiados en este trabajo provienen de la Formación Calizas, Areniscas y Arcillas de Villar del Arzobispo. Estos sedimentos se depositaron en medios de transición y continentales del Titoniense-Berriasiense y muestran una gran superficie de afloramiento en la parte oriental de la Península Ibérica, concretamente en el tramo sur del Sistema Ibérico.

Los afloramientos con dinosaurios de Riodeva se sitúan en una depresión triangular de 18 km² atravesada por barrancos y canales, originada por el encajamiento de la red de drenaje. (Figura 1.4.) Las unidades jurásicas carbonatadas subyacentes la delimitan al Este y Sur, mientras que los depósitos continentales y marinos cretácicos, así como depósitos lacustres y aluviales neógenos, se localizan en buena parte de su perímetro. Las formaciones carbonatadas marinas subyacentes fueron estudiadas previamente en otras áreas de la ibérica por diferentes autores (como Aurell, 1990): Fm. Ritmita Calcárea de Loriguilla (Kimmeridgiense superior) y Fm. Calizas Oncolíticas de Higuieruelas (Titoniense inferior). En el área de Riodeva, ha sido estudiada la secuencia completa por Bádenas y Aurell (2010) y Bádenas *et al.* (2008-2009). El paso a la unidad superior con dinosaurios, correspondiente a la Formación Villar del Arzobispo, más siliciclástica, es gradual y conforme, representando una clara secuencia de somerización con un aumento de los materiales siliciclásticos más gruesos hacia el techo de la misma.

Las unidades suprayacentes a los sedimentos con dinosaurios reposan de forma discordante mediante una superficie de erosión con paleorrelieve. La unidad basal consiste en una alternancia de arenas y conglomerados de color blanco con arcillas rojas que se atribuye a la Fm. Arenas y Arcillas del Collado (Luque *et al.*, 2005). Por encima, se sitúan biocalcarenitas amarillas muy ricas en orbitolínidos y con un nivel carbonoso en la base (correspondiente al Miembro Calizas de Malacara de la Fm. del Caroch, Aptiense, definida por Meléndez, 1983). Sobre éstas y de forma discordante se encuentra un espesor variable de arenas y conglomerados albienses en Facies Utrillas cubiertos a techo por calizas de edad Cenomaniense. Las siguientes descripciones de las secciones estratigráficas y depósitos fosilíferos están extraídas de Luque *et al.* (2005).

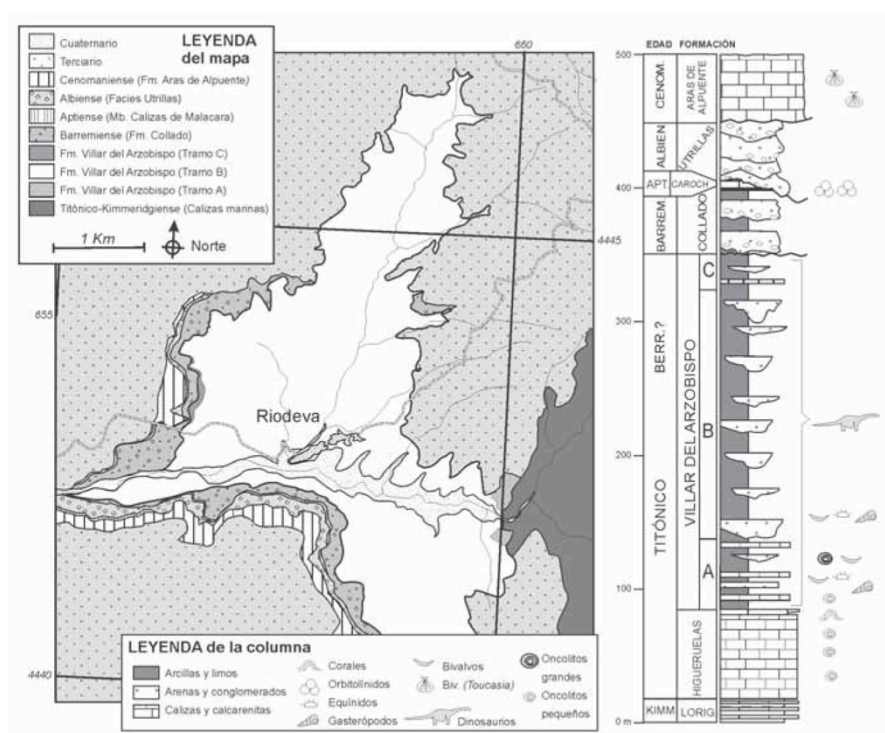


Figura 1.4. Mapa geológico y de situación de Riodeva. Tomado de Luque *et al.*, 2005.

A grandes rasgos, los depósitos fosilíferos consisten en una sucesión de trece secuencias constituidas por paquetes de arenas y conglomerados blanco-amarillentos, de entre 2 y 10 m de espesor y, sobre estos, una potencia semejante de arcillas rojas y grises. El contacto entre las diferentes secuencias es neto y erosivo, alcanzando los principales niveles arenosos una extensión lateral de varios kilómetros (e incluso la totalidad del afloramiento). Un análisis más detallado de las distintas secuencias permite dividir la serie en tres tramos diferentes:

- **Tramo A:** conforme sobre la unidad infrayacente (Fm. Higuieruelas), consiste en 50 m de arcillas con intercalación de niveles arenosos y calcáreos. Los bancos calcáreos se componen de capas calcareníticas laminadas, a menudo bioclásticas o con oncolitos muy homogéneos de pequeño tamaño (1-10 mm) con un espesor de 0,2 a 0,5 m, con fauna de bivalvos y gasterópodos localmente abundantes y, más raramente, bancos de calizas micríticas algo nodulosas que pueden alcanzar más de un metro de espesor. Las capas de arena son ricas en cuarzo y bioclastos, de grano fino a grueso, y se acuñan lateralmente en cuerpos canaliformes o como

megaripples (dunas) bioturbados. El techo del tramo lo constituye un nivel calcarenítico con laminación algal y capas de micrita.

- **Tramo B:** aproximadamente 170 m de alternancia de secuencias arenoso-arcillosas de 5 a 20 m de potencia. Las asociaciones de facies son las siguientes:

- Las facies canalizadas que constituyen la base de cada secuencia consisten en potentes paquetes de arenas blancas amarillentas (2 a 10 m), de grano medio a grueso bien cementadas, con estratificación cruzada a gran escala, sigmoidal, *ripples* de corriente y dunas, con intercalación de cuerpos lenticulares de conglomerado. Los rellenos de canal presentan numerosas superficies de reactivación, en ocasiones muy erosivas. Los conglomerados presentan cantos de 1 a 10 cm de caliza, limonita, intraclastos de arcilla, rizolitos, escasos fragmentos de ostreidos y madera ferruginizada con matriz arenosa. Las arenas presentan facies de relleno de canal (barras) con estratificación cruzada planar, sigmoidal y de surco. A techo de la secuencia la laminación se hace más fina, tanto planar como cruzada, y localmente intercala arcillas con *ripples* de pequeña escala, indicando la colmatación del canal. En la parte baja del tramo, las secuencias comienzan con facies más finas, limosas, muy laminadas, con restos carbonosos y fauna marina (bivalvos, gasterópodos, equínidos y ostrácodos). En la parte media y alta, las arenas, más gruesas, o los conglomerados apoyan directamente sobre la superficie erosiva y son más ricos en cantos de cuarcita.
- En la parte baja del tramo se encuentran escasos canales ricos en oncolitos de 1 a 25 cm de longitud, diferentes de los hallados en el tramo A. Estos niveles presentan una matriz de arenas de cuarzo y feldespato bien seleccionadas muy cementadas por calcita y restos de bivalvos.
- Dunas (*megaripples*) intercaladas en las arcillas limosas, con arenas finas bien seleccionadas, estratificación cruzada, base ondulada, 0,2-0,5 m de potencia y varias decenas de metros de extensión, bioturbados a techo.
- Rellenos arenosos o conglomeráticos de canales menores de hasta 1 m de potencia máxima y pocas decenas de metros de anchura. Muestran laminación cruzada o aspecto masivo y hacia techo *ripples* de corriente.
- Paleosuelos rojos de 0,2 a 0,4 m de espesor, intercalados entre las arcillas,

más limosos y arenosos, con laminación paralela o cruzada de bajo ángulo y estratificación cruzada de surco de pequeña escala. Los niveles están muy cementados y bioturbados. Lateralmente pasan a arcillas grises o bien a depósitos de desbordamiento y relleno de canal.

- Arcillas limosas rojas a grises, ocupan más de la mitad de la potencia de la serie y constituyen el depósito de llanura de marea o aluvial.

- Tramo C: se trata de dos capas de 0,4 a 1,2 m de espesor de areniscas finamente laminadas, muy cementadas, con ripples de oleaje y de corriente, laminación ondulada, plana, cruzada y de surco a pequeña escala que lateralmente muestran laminación algal y arcillas intercaladas. Localmente se encuentra una fina capa de 7 cm de caliza micrítica. Por encima se observa un máximo de 15 m de arcillas rojas que intercalan paquetes arenosos de poco espesor así como paleosuelos rojos. Este tramo ha sido erosionado y cubierto por la unidad discordante suprayacente, de modo que sólo se encuentra ocasionalmente como techo de la unidad.

Los restos de dinosaurios se encuentran en distintas posiciones dentro de las facies descritas (Figura 1.4.). Generalmente se asocian a las facies canalizadas, tanto en conglomerados como en arenas. En los primeros, los restos se encuentran resedimentados y dispersos. Sin embargo, en los depósitos más arenosos los restos se encuentran tanto desarticulados como asociados, llegando a constituir importantes concentraciones. Los yacimientos que muestran un mayor número de elementos asociados e incluso articulados son los que se encuentran a techo de las facies canalizadas, en los sedimentos que constituyen la colmatación y abandono del canal. Las facies no canalizadas, arcillosas, de llanura de marea o de inundación deltaica, presentan un menor número de yacimientos.

Estos depósitos terrígenos que contienen los yacimientos de dinosaurios en Riodeva se formaron mayoritariamente en ambientes mareales. Procesos cíclicos, forzados por el clima, probablemente, dieron lugar a secuencias, mostrando en ocasiones depósitos con influencia marina en la base y continental en el techo. Se observan areniscas finas y laminadas en la base de las parasecuencias, en ocasiones incluyendo una fina capa de margas ricas en ostreidos, gasterópodos y equinodermos, o depósitos de carbón. Los restos de dinosaurios se encuentran como clastos de la arenisca o justo encima de ellas.

Varios autores que recientemente han trabajado en la formación Calizas, Areniscas y Arcillas de Villar del Arzobispo han puesto de manifiesto la similitud de facies entre esta formación y la Fm. El Collado (Mas, 1981; Santisteban & Esperante, 2005; Santisteban, Vila & Suñer, 2007). Esto, junto a la naturaleza de la propia Fm. Villar del Arzobispo, con secuencias partiendo de exposiciones subaéreas, cambios laterales de facies y episodios erosivos, ha hecho que durante mucho tiempo se confundan ambas formaciones de un modo semejante a la propia Fm. Villar del Arzobispo y la Fm. El Castellar en la Cuenca del Maestrazgo. Dado que los primeros estudios relacionaron estas facies con las Weald de Inglaterra, esta confusión se remonta a los primeros hallazgos de estas formaciones (ver Casanovas-Cladellas, 1995a, 1995b y 1995c).

El estudio de estas facies en el sur del sistema ibérico ha demostrado que la formación es más detrítica hacia el techo (Luque *et al.*, 2005; Santisteban, 2004; Santisteban & Esperante, 2004) y que podría ser fácilmente confundida con otros niveles detríticos suprayacentes. Recientemente, un estudio integrado de la geología del área de Galve ha demostrado que el yacimiento de Las Zabacheras, Galve (Royo-Torres *et al.*, 2009), donde fue hallado el saurópodo *Aragosaurus ischiaticus* Sanz, Buscalioni, Casanovas & Santafé, 1987 se localiza claramente dentro de la Formación Villar del Arzobispo, aunque previamente fuera considerado perteneciente a los niveles bajos y medios detríticos de la Formación Castellar, de edad Hauteriviense-Barremiense (Sanz *et al.*, 1987; Soria, 1997; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004). Este reciente estudio (Royo-Torres *et al.*, 2014) demuestra que los datos de microfósiles usados para datar dicho yacimiento como Barremiense proceden de niveles superiores situados en la suprayacente Formación Castellar. Además, esta nueva interpretación arroja coherencia a otros hallazgos tradicionalmente correlacionados con la base de la Fm. Castellar, más típicos de faunas jurásicas que de faunas del Cretácico Inferior, como los restos de estegosaurios atribuidos inicialmente a dicha formación (Pereda-Suberbiola & Galton, 2001; Pereda-Suberbiola *et al.*, 2005), en coherencia con los hallados en la Fm. Villar del Arzobispo en El Castellar y Riodeva (Royo-Torres *et al.*, 2006; Alcalá *et al.*, 2007) incluyendo restos asignados a *Dacentrurus armatus* en el área de Los Serranos en Valencia (Casanovas *et al.*, 1995; 1999).

1.3. Antecedentes históricos

1.3.1. Los primeros dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo

Los recientes estudios de la geología de estas áreas, que ha permitido reubicar algunos yacimientos anteriormente datados como Cretácico inferior como pertenecientes a la Formación Villar del Arzobispo repercute en el repaso histórico de los hallazgos en esta formación. Aunque tradicionalmente datados como Cretácico Inferior, algunos de los primeros yacimientos de la comarca de Los Serranos se han interpretado como Jurásico terminal, o tránsito Titoniense-Berriasiense “en facies *Purbeck*” (Casanovas *et al.*, 1999), identificada ahora como la Formación Villar del Arzobispo (Mas *et al.*, 1982; Vilas *et al.*, 1982; Santisteban, 1995). Así mismo, el hallazgo de *Aragosaurus* y otros restos de dinosaurios en Galve, que ahora se han reinterpretado como pertenecientes a esta formación, deben ser tenidos en cuenta.

Las primeras citas datan de 1920 y hablan de unos restos fósiles hallados en la comarca valenciana de Los Serranos por parte del profesor Beltrán, quien presentó durante una sesión que la Real Academia de Historia Natural realizó en Valencia dos dientes y una vértebra recogidos en la localidad de Benagéber por el maestro local (ver Casanovas *et al.*, 2001). Cinco años más tarde, José Royo y Gómez hizo referencia a unos fósiles enviados por Beltrán para su estudio. De entre estos restos, Royo y Gómez destaca los elementos de reptiles procedentes de Benagéber: un fragmento de diente de dinosaurio saurópodo (probablemente el mismo diente citado por Beltrán), dos epífisis proximales de fémur de terópodo (identificado por Royo y Gómez como *Megalosaurus*) y diversas vértebras de dinosaurios indeterminados. Durante el XIV Congreso Geológico Internacional, Royo y Gómez presentó los importantes descubrimientos de vertebrados fósiles (incluyendo dinosaurios) del llamado “Cretácico Inferior español”. En 1926, José Royo y Gómez publicó su célebre trabajo de síntesis sobre los descubrimientos de reptiles gigantes en Levante, repasando los anteriores hallazgos. Se cita un diente procedente de Benagéber atribuido por Royo y Gómez (1926c) a *Megalosaurus* cf. *dunkeri*, aunque podría pertenecer a un dromaeosáurido indeterminado (Ruiz-Omeñaca & Pereda-Suberbiola, 1999), así como un fragmento distal de fémur relacionado con *Cetiosaurus*, aunque de mayor tamaño, procedente de Benagéber (Royo y Gómez, 1926).

En 1954 se reanudaron los trabajos de búsqueda de restos fósiles de dinosaurio en la región. En ese año, jóvenes geólogos del equipo de A.F. Lapparent y B. Guérangé realizaron un estudio detallado de diversas regiones del Levante (Lapparent, 1966). Lapparent en su trabajo de 1966 cita una lista de nuevos yacimientos, incluyendo localidades valencianas de la comarca de Los Serranos, como Alpuente y Titaguas. Así mismo, Lapparent *et al.* (1965) citan la presencia de icnitas terópodas en el yacimiento de Arroyo Cerezo en Ademuz, que han resultado ser estructuras sedimentarias de acuerdo con un reestudio reciente (Gamez Vintaned & Belinchón, 2013). Lapparent (1966) también identificó como *Purbeck* los yacimientos descritos por Royo y Gómez (1927a, 1927b, 1927c) en Benagéber, lo que también los incluiría en la Formación Villar del Arzobispo (actualmente estos yacimientos se suponen bajo las aguas del pantano).

Una vez más, la comarca desapareció del panorama de la dinosauriología, hasta 1989. En febrero de ese año, Carles de Santisteban, profesor de la Universitat de València, y José Vicente Santafé, paleontólogo del Institut de Paleontologia Miquel Crusafont de Sabadell (hoy día Institut Català de Paleontologia), emprendieron una prospección del área de Aras de Alpuente (actualmente Aras de los Olmos), en la que ya se dieron cuenta del potencial del lugar (ver apartado 1.3.2.).

En cuanto a la provincia de Teruel, a finales de la década de los 1950 en Galve, José María Herrero, aficionado local, recuperó vértebras y huesos largos de un saurópodo entre otros restos. Estos fósiles fueron citados por Lapparent (1960) junto con otros restos aislados de Galve, y descritos posteriormente por José Luis Sanz y sus colaboradores con el nombre de *Aragosaurus ischiaticus* (Sanz *et al.*, 1987). Se trataba del primer nuevo dinosaurio descrito en España. Este yacimiento, llamado Las Zabacheras, era considerado como perteneciente a los niveles bajos y medios detríticos de la formación Castellar, de edad Hauteriviense-Barremiense (Sanz *et al.*, 1987; Soria, 1997; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2004). El estudio de estas facies en el sur del sistema ibérico ha demostrado que la Formación Villar del Arzobispo es más detrítica hacia el techo (Luque *et al.*, 2005; Santisteban, 2004; Santisteban & Esperante, 2004), y que podría ser fácilmente confundida con otros niveles detríticos suprayacentes. Esta idea llevó a una nueva interpretación de la edad del yacimiento de Las Zabacheras como perteneciente a la Formación Villar del Arzobispo (Titoniense-Berriasiense) (Royo-Torres *et al.*, 2009; 2014).

Desde entonces, decenas de hallazgos se han sucedido en la Formación Villar del Arzobispo en Teruel. Entre ellos, importantes yacimientos de icnitas de dinosaurio. El yacimiento de Ababuj fue el primer yacimiento de icnitas de esta formación descrito (Alcalá & Martín, 1995). En este yacimiento se han localizado icnitas tridáctilas aisladas, icnitas producidas por estegosaurios e icnitas saurópodos de gran tamaño (Alcalá *et al.*, 2012). También El Castellar ha aportado un gran número de yacimientos de icnitas, entre los que cabe destacar Camino el Berzal, El Pozo y El Castellar (Alcalá *et al.*, 2003; Cobos *et al.*, 2010; Alcalá *et al.*, 2014). Y en el mismo Galve, se han descrito yacimientos de icnitas como el de Las Cerradicas, con rastros tridáctilos (Pérez-Lorente *et al.*, 1997), y hasta un total de 93 icnitas de pequeños saurópodos agrupados en 6 rastros subparalelos de paso ancho (tipo *Brontopodus*) que se han interpretado como evidencia de gregarismo (Canudo *et al.*, 2008a). Otros yacimientos con icnitas se han encontrado en los municipios de Cedrillas (Cobos *et al.*, 2008), Formiche Alto (Cobos *et al.*, 2005), y Miravete (Pérez-Lorente & Romero-Molina, 2001).

Tan abundantes como las icnitas son también los restos directos de dinosaurios en esta formación. Desde la descripción de *Aragosaurus*, Galve ha sido testigo de muchos otros hallazgos, como una vértebra caudal de un terópodo indeterminado procedente del yacimiento Carretera (Barco & Ruiz-Omeñaca, 2001b) o tres dientes aislados de terópodo (Barco & Ruiz-Omeñaca, 2001a). Uno de ellos, con sus 9,9 cm de longitud dorsoventral, es uno de los dientes de terópodo más grandes hallados en España (Barco & Ruiz-Omeñaca, 2001a). También se describió otro saurópodo, *Galveosaurus herreroi* (Sánchez-Hernández, 2005; Barco *et al.*, 2005; Sánchez-Hernández, 2006).

1.3.2. Los hallazgos de dinosaurios de Los Serranos

La historia de los hallazgos de dinosaurio en los Serranos se remonta a principios de la década de 1980. En 1980, Francisco Moreno empezó como maestro local de Aras de Alpuente (nombre que tenía la localidad hasta 2001, cuando cambió a Aras de los Olmos). Como maestro y encargado de la asociación juvenil de Aras realizaban excursiones y visitas a castillos y ruinas. Sus prospecciones le llevaron a recorrer muchos puntos de la comarca de Los Serranos, llegando a los términos municipales de Titaguas o Tuéjar, donde reportó la presencia de pinturas rupestres. Durante sus prospecciones arqueológicas empezó a

encontrar puntos con huesos fósiles, el primero de los cuales fue el yacimiento de Las Cañadillas. Tras este primer hallazgo casual, dirigió parte de sus esfuerzos a la búsqueda de huesos fósiles. Con el tiempo encontró abundantes puntos con fragmentos de huesos, concentrándose la mayoría alrededor de La Muela de Santa Catalina. En total, entre yacimientos arqueológicos y paleontológicos, llegó a encontrar 138 yacimientos (Francisco Moreno, com. pers.)

En una ocasión encontró dos dientes de dinosaurio, uno de saurópodo y otro de terópodo, en el Barranco de Escáiz, en el término municipal de Aras y en las cercanías de la aldea de Losilla de Aras (Casanovas *et al.*, 1993). Estos dientes fueron llevados al Museo Paleontológico Municipal de Valencia (Francisco Moreno, com. pers.). El profesor del Departamento de Geología de la Universidad de Valencia Carles de Santisteban hizo una visita a Aras alrededor de 1984-86 y Francisco le mostró los lugares con huesos, entre ellos el lugar donde había encontrados los dientes, u otro punto donde había aparecido una espina de tireóforo, en el mismo Barranco donde tiempo después se localizaría el yacimiento de La Cañada, unos 150 metros por debajo de éste (Carles de Santisteban, com. pers.). José Vicente Santafé y Lourdes Casanovas se mostraron interesados en los hallazgos y en febrero de 1989 se desplazaron hasta Aras. Durante esta visita se recogieron algunos fragmentos de huesos y vértebras en puntos ya conocidos, a la par que se descubrieron otros nuevos, como el yacimiento de icnitas de Corcolilla (Francisco Moreno, com. pers.).

Visitando los puntos donde Francisco había encontrado la espina y los dientes en el Barranco de Escáiz, encontraron a unos 150 metros por encima del nivel de margas donde habían aparecido los dientes, y justo delante de una gran sabina, un fragmento del húmero del saurópodo que posteriormente sería publicado como *Losillasaurus giganteus*.

Las primeras actuaciones empezaron el mismo verano del hallazgo (1989) con la extracción del húmero, que aparecía intercalado entre margas y areniscas. Al año siguiente se continuó con un campo de trabajo durante el que se extrajo una carcasa de gran tamaño con 6 elementos anatómicos incluyendo vértebras y costillas en conexión anatómica (Lourdes Casanovas, com. pers.) (Figura 1.5.).



Figura 1.5. Proceso de excavación del yacimiento La Cañada. En la imagen superior, uno de los grandes bloques excavados, que incluía varias vertebras en conexión anatómica. Foto cedida por Maite Suñer. En la imagen inferior, retirada del bloque con la carcasa con la ayuda de una excavadora. Imagen cedida por José Vicente Santafé y Lourdes Casanovas.

Una vez se concedió el proyecto por 4 años, se realizaron excavaciones sistemáticas en el yacimiento de La Cañada de 1991 a 1995 y se aprovechó para continuar la prospección del área (Carles de Santisteban, com. pers.). Fue entonces cuando estos hallazgos se empezaron a conocer y la prensa se hizo eco de su importancia (Figura 1.6.). Las nuevas prospecciones permitieron localizar restos del estegosaurio *Dacentrurus* en los

yacimientos de Losilla y Losilla I (Aras de Olmos) y Cerrito del Olmo I y II (Alpuente) (Casanovas-Cladellas *et al.*, 1995a, b y c; 1999). Estos restos se componen de una espina caudal, varias vértebras cervicales, dorsales y caudales, costillas, un fragmento de isquion, un sacro y un fémur. Posteriores estudios han asignado los materiales de los yacimientos Losilla y Losilla I a Dinosauria indet. y Thyreophora indet., por tratarse de restos poco diagnósticos (Maidment *et al.*, 2008). Los fósiles extraídos durante estas campañas se fueron llevando al Castell de Barberà, donde estuvieron almacenados a la espera de su preparación en el Institut de Sabadell (Lourdes Casanovas, com. pers.).



Figura 1.6. Recorte del periódico “Levante” haciéndose eco de la importancia de los yacimientos de los Serranos tras las primeras excavaciones. Cedido por Lourdes Casanovas y José Vicente Santafé.

El verano de 1995 fue el último año en que se excavó en La Cañada (Figura 1.7.), y en dos años siguientes, se pasó a prospectar en las aldeas de Alpuente (José Vicente Santafé, com. pers.). Fruto de las prospecciones del área de Alpuente fue el hallazgo del yacimiento de Baldovar, que fue excavado entre los años 1999 y 2002 por miembros del Institut de Paleontologia de Sabadell y del Departamento de Geología de la universidad de

Valencia. En este yacimiento se halló un esqueleto parcial de un dinosaurio saurópodo, incluyendo vertebras dorsales y caudales, cintura pélvica y extremidades posteriores que forma parte de la tesis doctoral de la paleontóloga Maite Suñer (Gaete *et al.*, 2002). Así mismo, en 2000 se encontró otro yacimiento con restos de Titanosauriformes (Suñer *et al.*, 2009). También se han citado en Alpuente algunos restos directos aislados de terópodo: dos dientes procedentes de los yacimientos de El Chopo y La Cañadilla (Abella & Suñer, 2002; Suñer *et al.*, 2005).



Figura 1.7. Fotografía del equipo de excavación durante la última campaña del yacimiento La Cañada. Cedita por José Vicente Santafé y Lourdes Casanovas.

Más recientes hallazgos en Alpuente han permitido constatar, en los yacimientos El Hontonar y Cañada Paris, la presencia de icnitas de morfología terópoda en Alpuente (Santisteban *et al.*, 2007a). Las icnitas de saurópodos han sido citadas en diversos puntos de la formación: en Alpuente y Benageber (Santisteban *et al.*, 2001; Santisteban *et al.*, 2007a, b).

Tras la preparación de las piezas y en vísperas de la apertura del Museo de Ciencias Naturales de Valencia (que incluía los fondos del antiguo Museo Paleontológico Municipal), los fósiles de *Losillasaurus* fueron trasladados a Valencia, tal y como fue

acordado, coincidiendo en 2001 la publicación de la especie por parte de Lourdes Casanovas, José Vicente Santafé y José Luis Sanz.

1.3.3. Los Dinosaurios de Riodeva

Aunque la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis lleva efectuando prospecciones y excavaciones en Riodeva desde 2002, hacía más de una década que se tenían indicios de la existencia de vertebrados mesozoicos en las proximidades de Riodeva. Geólogos del Gabinete Geológico de la Diputación de Teruel tenían constancia del hallazgo de restos encontrados como consecuencia de unas obras en la carretera de acceso. La riqueza paleontológica de la zona fue evaluada en 2002 con motivo del plan estratégico presentado por el Director de la Fundación. En la primavera de 2003, ya se habían localizado nueve yacimientos con dinosaurios en la zona, entre ellos el denominado Pino de Jarque, donde se halló un ilion de diplodócido (Royo-Torres & Cobos, 2004). Entre todos los restos hallados se contaban fragmentos de huesos grandes de saurópodos y estegosaurios, así como dientes de terópodos y numerosas esquilas.

En mayo de 2003 se encontraron dispersos centenares de fragmentos de huesos en un antiguo campo de labor de unos 100 m². Los primeros indicios ya demostraron el gran potencial del yacimiento, que se llamó Barrihonda-El Humero (RD-10). En este yacimiento se encontró el material tipo de *Turiasaurus riodevensis* (Royo-Torres *et al.*, 2006) (Figura 1.8) cuyo estudio en profundidad se aborda en este trabajo. Junto a *Turiasaurus*, se han hallado restos fósiles de *Dacentrurus* sp., ornitópodos, tortugas, cocodrilos, peces y dientes de terópodo. Ya durante los trabajos de extracción en el yacimiento quedó claro que se trataba de un saurópodo gigante. Tras meses de preparación en el laboratorio, los restos fueron estudiados y publicados en Science como *Turiasaurus riodevensis* (Royo-Torres *et al.*, 2006). Así mismo, la extremidad anterior completa, junto con dos vértebras y un pie completo y una muestra representativa de costillas dorsales se unieron al material en exposición del Museo Paleontológico de Dinópolis (actualmente, Museo Aragonés de Paleontología).



Figura 1.8. Fotografía de la excavación de *Turiasaurus riodevensis* en el yacimiento Barrihonda-El Humero antes de la extracción de piezas individualizadas y bloques. FCPTD.

Desde entonces, muchos otros hallazgos se han sucedido en la zona, como el de una vértebra caudal anterior procedente del yacimiento de El Carrillejo (Riodeva) asignada por Royo-Torres *et al.*, (2007) al clado Diplodocinae. O el yacimiento de Puntal de Santa Cruz, donde se hallaron un axis y varios restos vertebrales cervicales, dorsales y caudales; y una caudal aislada que han sido asignados a un nuevo saurópodo emparentado con *Turiasaurus* (Royo-Torres *et al.*, 2007; Royo-Torres & Cobos, 2005). Un hallazgo en el yacimiento de Veguillas de la Sierra, en el municipio del mismo nombre, ha sido también atribuido a *T. riodevensis* por Royo-Torres *et al.* (2008).

En Junio de 2010, durante las tareas de control de los yacimientos, se halló un gran fémur en el yacimiento de San Lorenzo (RD-28), donde previamente se había recuperado una vértebra caudal, inicialmente identificada como *Macronaria* indet. (Royo-Torres *et al.*, 2009). Dado el carácter excepcional del hallazgo, se planeó una excavación de urgencia durante el verano y otoño de 2010, así como una posterior ampliación del área de excavación el verano siguiente. En total, se recuperaron 15 vértebras caudales, un

fragmento proximal de ulna, una tibia, una fíbula, dos astrágalos, 15 dientes y diversos fragmentos craneales (Figura 1.9).



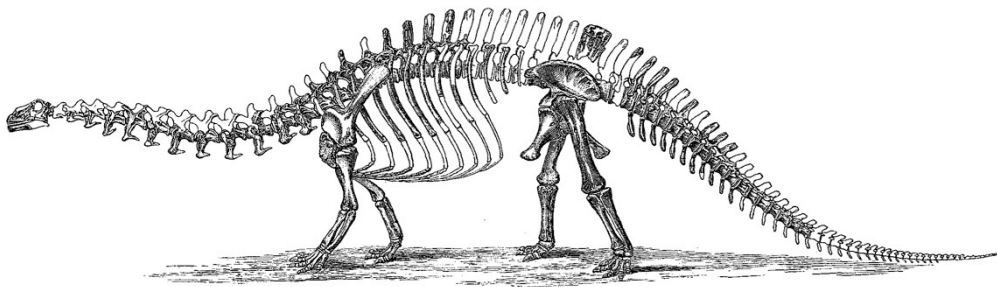
Figura 1.9. Fotografía del fémur, tibia y fragmento de ulna del ejemplar *Turiasauria* indet. durante su excavación en el yacimiento San Lorenzo. FCPTD.

En los yacimientos de Riodeva se han hallado abundantes restos pertenecientes a otros dinosaurios. Probablemente el más abundante hasta la fecha sea el estegosaurio *Dacentrurus* (Cobos *et al.*, 2008). En concreto en el yacimiento Barrihonda-El Húmero se hallaron una vértebra cervical, un sacro, dos isquiones, dos pubis fusionados incompletos, varias vértebras caudales pertenecientes a dos series, un fémur, una tibia y una fíbula izquierdas fusionadas distalmente (Cobos *et al.*, 2008). También en el yacimiento de El Romeral, en el que se han recuperado dos centros vertebrales, uno cervical y otro dorsal. Ambos ha sido asignados a *Dacentrurus* sp. (Cobos *et al.*, 2010). Finalmente, se ha identificado la presencia de al menos tres terópodos a través del análisis de sus dientes aislados y huellas tridáctilas (Gascó *et al.*, 2011; Cobos *et al.*, 2014).

1.4. Los dinosaurios Saurópodos

Los sauropodomorfos son un grupo de dinosaurios saurísquios que aparece en el registro fósil en el Triásico Superior. Las primeras formas en aparecer son los tradicionalmente llamados prosaurópodos, durante el Carniense, y llegando hasta el Jurásico Inferior (Galton, 1990; Galton & Upchurch, 2004). El otro clado de sauropodomorfos es Sauropoda (Serenó, 1999), del cual hay registro también desde el Triásico Superior hasta el final del Cretácico (McIntosh, 1990; Buffetaut *et al.*, 2000). El clado Sauropodomorpha se caracteriza por dos sinapomorfías: narinas alargadas y abiertas y una inusual posición para la garra de mayor tamaño del pie, sobre el primer dedo o *hallux* (Serenó, 1999; Benton, 2004). A grandes rasgos, anatómicamente destacan por sus cuellos y colas largos (Figura 1.10).

El clado Sauropoda se define como el grupo de sauropodomorfos más próximos a *Saltasaurus* que a *Plateosaurus* (Wilson & Sereno, 1998). Dentro de Sauropoda existen dos grandes grupos: por un lado, los eusaurópodos basales del Jurásico fundamentalmente; y los eusaurópodos derivados denominados neosaurópodos (Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004). A su vez, Neosauropoda se divide en Diplodocoidea y Macronaria.



Restoration of BRONTOSAURUS EXCELSUS, Marsh. One-ninetieth natural size.

Figura 1.10. Anatomía básica de un saurópodo: cabeza pequeña, cuello y cola largos, extremidades columnares. Reconstrucción del esqueleto de *Brontosaurus* por Marsh (1891). La validez de este género se ha propuesto recientemente por Tschopp *et al.* (2015).

Los recientes esfuerzos por revisar la filogenia de los dinosaurios saurópodos (Salgado *et al.*, 1997; Upchurch, 1998; Wilson & Sereno, 1998; Sanz *et al.*, 1999; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004; Curry Rogers, 2005) han permitido llegar a una propuesta filogenética generalmente aceptada. En ésta se han establecido grupos bien consensuados dentro de Neosauropoda. No obstante, los situados en la base de la radiación (*stem groups*) no suelen aparecer siempre de la misma manera. Las relaciones entre los eusaurópodos no neosaurópodos, en los cuales se incluyen *Turiasaurus* o *Losillasaurus*, parecen ser menos estables, según se tengan en cuenta unos caracteres u otros. Esto se debe, en la mayoría de casos, a la fragmentaria información que tenemos de ellos o bien a las diferentes interpretaciones de algunos caracteres no siempre bien conservados.

1.4.1. *Turiasaurus* y el clado Turiasauria

En el año 2001, Lourdes Casanovas, José Vicente Santafé y José Luis Sanz publicaron *Losillasaurus giganteus* (saurio gigante de Losilla) y fue en principio considerado un Diplodocoidea (Casanovas *et al.*, 2001). Posteriormente, en 2006, Rafael Royo-Torres, Alberto Cobos y Luis Alcalá publicaron *Turiasaurus riodevensis*, en cuyo análisis filogenético se propone que este nuevo saurópodo, junto con *Losillasaurus*, y *Galveosaurus herreroi* (Sánchez-Hernández, 2005; Barco *et al.*, 2005) formarían parte de un clado de eusaurópodos denominado Turiasauria, grupo hermano de Neosauropoda (Royo-Torres *et al.*, 2006). Poseen caracteres considerados primitivos, de manera que se justifica su inclusión entre los no neosaurópodos. Entre estos caracteres destacan la orientación ventrolateral de los procesos basipterigoideos o el basioccipital dirigido caudoventralmente, las neurapófisis cervicales bajas y sin bifurcar, la superficie ventral convexa en los centros vertebrales dorsales, la presencia de pleurocelos únicamente en vértebras presacrales, una cresta deltopectoral del húmero muy prominente o la estructura ósea esponjosa de las vértebras presacras. Por otro lado, las semejanzas y particularidades que comparten *Losillasaurus* y *Galveosaurus* con *Turiasaurus* son numerosas, como la propia cresta deltopectoral prominente (y la morfología general del húmero), o los radios prácticamente rectos.

Posteriormente, el análisis filogenético de Barco (2009) centrado en obtener las relaciones filogenéticas de *Galveosaurus* obtuvo resultados muy diferentes, encuadrando a este saurópodo entre los Neosauropoda, junto con *Aragosaurus*, *Tastavinsaurus*, *Phuwiangosaurus*, *Cedarosaurus* y *Venenosaurus*, formando un clado de neosaurópodos hermano de Titanosauriformes. Una agrupación similar, el clado Laurusiformes, ya fue propuesta por Royo-Torres (2009), incluyendo *Lourinbasaurus*, *Cedarosaurus*, *Aragosaurus*, *Tastavinsaurus* y *Venenosaurus*. En el análisis de Barco (2009) se modifica el estado de algunos de los caracteres de *Losillasaurus*, *Turiasaurus* y *Galveosaurus* sobre lo codificado por Royo-Torres *et al.* (2006) y la hipótesis filogenética propuesta incluye tanto a *Losillasaurus* como a *Turiasaurus* como eusaurópodos no neosaurópodos, pero sin formar clado alguno. Sin embargo, la matriz de este autor incluye algunos errores de interpretación de caracteres debido al uso de matrices de varios autores (Gascó, 2009). Tras realizar un análisis filogenético con la codificación sugerida por Barco (2009) y corrigiendo los errores, el resultado sitúa a *Galveosaurus*, *Losillasaurus* y *Turiasaurus* como un clado propio, como ya apuntaban Royo-Torres *et al.* (2006). Este mismo resultado ha sido confirmado por trabajos posteriores (Royo-Torres *et al.*, 2009; Gascó, 2009).

El último análisis filogenético fue el centrado en obtener las relaciones filogenéticas de *Aragosaurus ischiaticus* (Royo-Torres *et al.*, 2014), y al cual se incorporaron las últimas revisiones del material de *Turiasaurus*, así como *Losillasaurus* (Gascó, 2009). En este análisis, se partió de la versión actualizada de la matriz de Wilson (2002) y Upchurch *et al.* (2004), incluyendo las modificaciones realizadas a posteriori por Wilson & Upchurch (2009), Royo-Torres *et al.* (2012) y Royo-Torres & Upchurch (2012). En dicho análisis, tanto la matriz de Wilson (2002) como la de Upchurch *et al.* (2004) muestran la posición de *Turiasaurus* y *Losillasaurus* formando parte del clado Turiasauria como grupo hermano de Neosauropoda (Figura 1.11.).

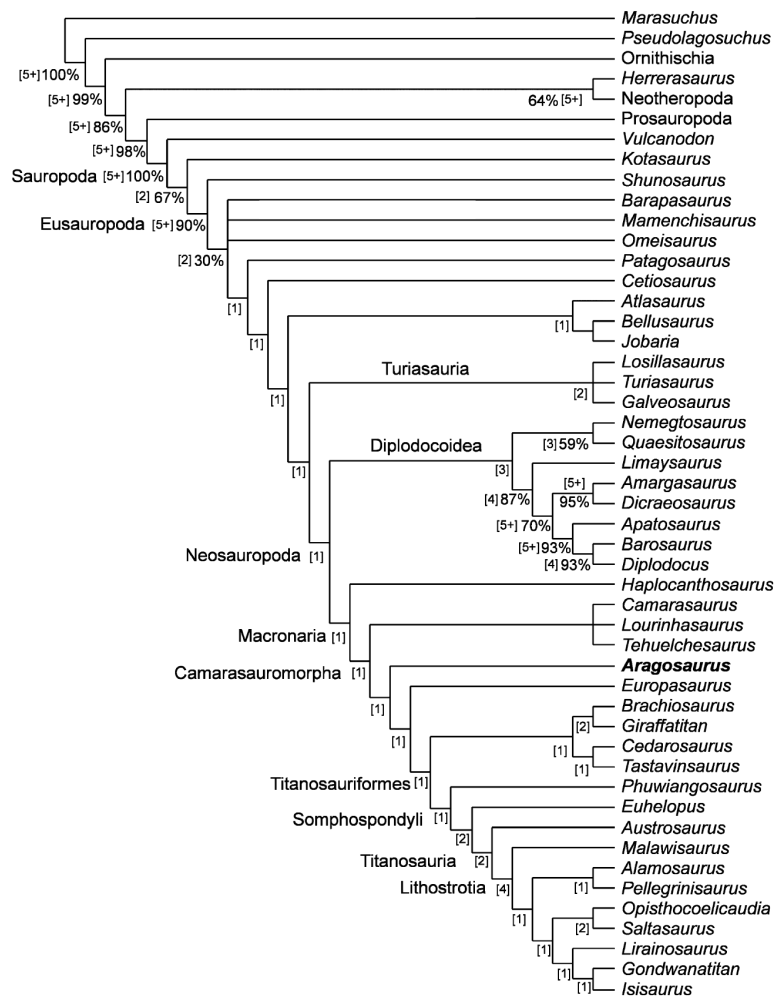


Figura 1.11. Cladograma de las relaciones filogenéticas de los saurópodos de Upchurch *et al.*, 2004 con modificaciones de Wilson & Upchurch (2009), Gascó (2009), Royo-Torres, Alcalá & Cobos (2012), Royo-Torres & Upchurch (2012) y Royo-Torres *et al.* (2014). En dicho análisis, tanto la matriz de Wilson (2002) como la de Upchurch *et al.* (2004) muestran la posición de *Turiasaurus* y *Losillasaurus* formando parte del clado *Turiasauria* como grupo hermano de *Neosauropoda*.. Tomado de Royo-Torres *et al.*, 2013.

A pesar de que, en un principio, la existencia de un clado de eusaurópodos pudiera interpretarse como un endemismo y una evidencia de insularidad, los más recientes hallazgos han confirmado que el clado *Turiasauria* tuvo una amplia dispersión, como ya se apuntaba en el trabajo original (Figura 1.12.).

Según el trabajo de Santos *et al.* (2009) eusaurópodos semejantes a *Turiasaurus* dejaron los rastros de icnitas del yacimiento de Galinha. Además, se han descrito dientes de *Turiasaurus* en los yacimientos portugueses de Praia da Corva y Cambelas, del término municipal de Torres Vedras (Ortega *et al.*, 2010; Mocho *et al.*, 2015). La presencia de estos eusaurópodos se ha confirmado con la descripción de *Zby atlanticus*, en el grupo Lourinha (Portugal) por Mateus *et al.* (2014).

Por otro lado, entre los restos de saurópodos de la formación Tendaguru depositados en el *Museum für Naturkunde* de Berlín, también han sido identificados varios restos, tanto de esqueleto apendicular como axial, muy semejantes a los de *Turiasaurus* y *Losillasaurus* (Royo-Torres & Cobos, 2009). Entre estos restos están una serie caudal previamente atribuida a *Janenschia robusta* (MB.R. 2091.1-30); una vértebra caudal anterior aislada (MB.R. 2094); una mano completa previamente atribuida a *Janenschia robusta* (MB.R. 2093.1-12); y un húmero (MB.R.2910). Todos ellos comparten caracteres con *Turiasaurus* o *Losillasaurus*, aparte de tener morfología general semejante. Por ello, se han clasificado provisionalmente como *Turiasauria* indet.

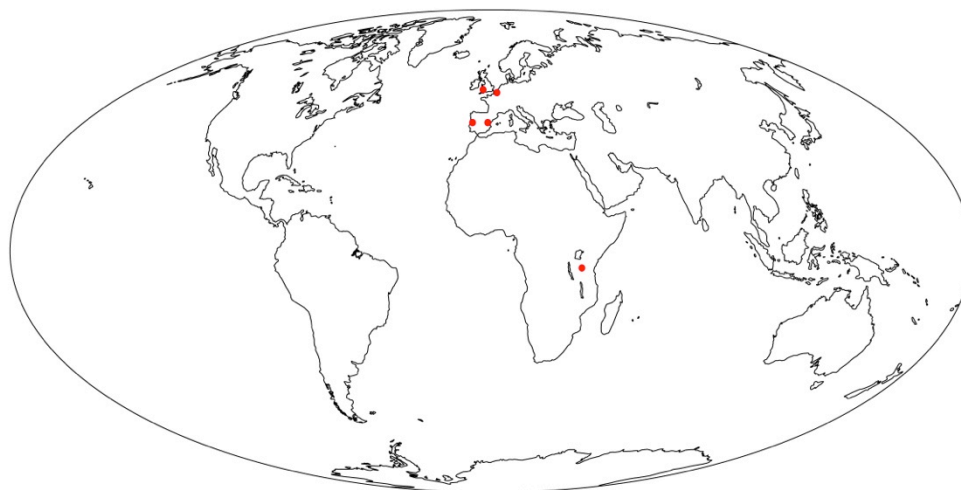


Figura 1.12. Mapamundi mostrando con puntos la presencia de miembros del clado *Turiasauria*, incluyendo el posible turiasaurio del Jurásico superior de Tendaguru descrito en Royo-Torres & Cobos (2009).

Actualmente, la diagnosis de *Turiasaurus riodevensis* se basa en esta serie de autapomorfías:

- Facetas articulares prezigapofisiales y postzigapofisiales fuertemente convexas y cóncavas, respectivamente, en las vértebras dorsales medias;
- Hiposfeno fuertemente convexo subcircular en las vértebras dorsales medias;
- Vértebras caudales distales fuertemente opistocélicas;
- Procesos accesorios proyectados caudodorsalmente desde el borde dorsal de las costillas cervicales proximales;
- Cóndilos distales del húmero fuertemente expandidos craneocaudalmente;
- Cóndilos distales de radio y ulna muy comprimidos mediolateralmente;
- Carpal con dos procesos subcirculars distales separados por una depresión;
- Cresta cnemial de la tibia reducida y dirigida cranealmente;
- Fíbula con trocanter medial oval rugoso en la parte media-distal;

Así mismo, las sinapomorfías del clado Turiasauria son las siguientes:

- Espinas neurales cervicales dirigidas verticalmente;
- Lámina centroparapofiseal posterior en vértebras dorsales;
- Ausencia de la cresta acromial escapular;
- Extremo proximal del húmero desviado medialmente;
- Cresta deltopectoral prominente;
- Cresta vertical desarrollada en el lado caudal del extremo distal de la ulna.

El estudio en profundidad de la osteología de *Turiasaurus*, *Losillasaurus* y *Galveosaurus*, así como del saurópodo del yacimiento de San Lorenzo (RD-28) permitirá seguir arrojando luz sobre las relaciones filogenéticas de este clado de saurópodos en los próximos años.

El presente trabajo, no obstante, se centrará en las características de estos saurópodos que son de especial interés para el estudio de la evolución del gigantismo en Sauropoda, siendo un enfoque mucho más paleobiológico. Por todo ello, la descripción de los huesos implicados será desde un enfoque funcional y no necesariamente sistematico o filogenético.

1.5. Objetivos e hipótesis de la Tesis Doctoral

Esta investigación se centra en el estudio de la biología del saurópodo *Turiasaurus riodevensis*. Con ello, se pretende estudiar el saurópodo desde un enfoque paleobiológico, incluyendo su neumaticidad, su anatomía funcional, inserciones musculares y características histológicas, comparándolo con otros saurópodos.

A lo largo de esta investigación se abordó el estudio de *Turiasaurus* enfocado a su gigantismo. Dado que se trata de un eusaurópodo no neosaurópodo gigante, su posición filogenética intermedia es de especial interés para ver su grado de desarrollo de las propiedades biológicas que llevaron al gigantismo en saurópodos. Para ello, se propusieron una serie de objetivos para esta Tesis Doctoral, que se detallan a continuación, seguidos de la hipótesis de trabajo.

- **Descripción de las marcas e inserciones musculares en el esqueleto axial anterior del saurópodo:** La anatomía funcional es la base del estudio biomecánico, estableciendo la correlación entre las estructuras del hueso y las partes blandas, gracias a la comparación con otros saurópodos y con organismos actuales, y siguiendo una estricta metodología de inferencia. Gracias a la correlación filogenética, así como a las inserciones que en ocasiones los músculos, tendones y cartílagos dejan en el hueso, se puede llegar a reconstruir el sistema muscular del saurópodo, incluyendo qué grupos musculares estaban presentes, y su mayor o menor desarrollo comparado con otros animales. El desarrollo de estos grupos musculares axiales, principalmente en el cuello, es de vital importancia para conocer su papel en su tamaño gigante. Dado que la posesión del cuello largo fue uno de los detonantes de la evolución del gigantismo, es de gran interés conocer cómo funcionaba en estos saurópodos.
 - o **Hipótesis de trabajo:** el sistema tendinomuscular axial de *Turiasaurus* no debe variar mucho del reconstruido en otros saurópodos. Se espera una mayor semejanza con formas basales que con formas derivadas.

- **Estudio funcional del cráneo de *Turiasaurus*:** Se conocen pocos cráneos de saurópodo, especialmente en la Península Ibérica, por lo que el cráneo de *Turiasaurus*

resulta de especial interés. La reducción de las cabezas facilitó el alargamiento de los cuellos en los saurópodos gigantes. Si bien se han recuperado fragmentos del cráneo, se puede llegar a describir su robustez, así como a reconstruir la cantidad de musculatura implicada.

- **Hipótesis de trabajo:** no se espera procesamiento del alimento en *Turiasaurus*, por lo que sus puntos de inserción craneomandibular no deben ser especialmente fuertes. Sin embargo, estos no deben variar mucho de los observados en otros saurópodos con cráneo “macronariforme”.
- **Búsqueda y descripción de las estructuras neumáticas en elementos esqueléticos de *T. riodevensis*, principalmente en vértebras cervicales:** las vértebras de los dinosaurios saurópodos se caracterizan por una arquitectura compleja a base de láminas, fosas y cámaras internas de varios tamaños y formas. Estas estructuras se interpretan como la correlación osteológica a un complejo sistema de sacos aéreos y divertículos neumáticos como los de las aves. En la mayoría de los miembros de Saurischia se observa una neumatización del esqueleto, partiendo del modelo basal simplificado en el que únicamente las vértebras cervicales muestran unas simples fosas. Dada la condición primitiva de neumatización cervical en Saurischia, y a la luz de la gran diversidad de neumatización en neosaurópodos, es de esperar una cierta neumatización en el clado Turiasauria. Para la búsqueda y descripción de cámaras neumáticas, se ha procedido inicialmente a través de la comparación de su morfología externa con la de las vértebras de las aves actuales, terópodos no avianos y saurópodos. Las vértebras fragmentadas de *Turiasaurus* y *Losillasaurus*, además, permitieron visualizar su interior sin uso de técnicas intrusivas, destructivas o no.
 - **Hipótesis de trabajo:** *Turiasaurus* debe presentar cierto grado de neumaticidad para alcanzar un tamaño gigante, pero notablemente menor que los neosaurópodos, por lo que no debería tener cámaras internas en sus vértebras.
- **Reconstrucción de los elementos óseos desaparecidos de acuerdo con los datos existentes y las relaciones filogenéticas del saurópodo:** Del estudio de los huesos fósiles y las relaciones filogenéticas de *T. riodevensis* con el resto de Turiasauria y saurópodos en general, se puede llegar a proponer cómo pudo ser el organismo en su

totalidad, aunque falten piezas esqueléticas, simplemente adjudicándole los valores más parsimoniosos de acuerdo con sus parientes y adaptando estos valores a los valores dimensionales y alométricos de sus restos recuperados.

- **Estimación de la masa muscular y tamaño:** En el caso de dinosaurios incompletos, es de especial interés la estimación de su tamaño en términos de longitud además de masa. Así, se abordará una estimación de su tamaño y masa en base a distintos métodos.
 - o **Hipótesis de trabajo:** teniendo en cuenta la neumaticidad, las nuevas estimaciones de masa de *Turiasaurus* deben ser notablemente menores que las originalmente publicadas en 2006.
- **Estudio de la histología de los huesos del dinosaurio, establecimiento del estadio ontogenético y madurez del individuo:** Durante la fosilización, la estructura del hueso a nivel histológico apenas resulta alterada, pudiendo estudiarse en láminas delgadas. De esta manera, hace ya un tiempo que se estudia la histología de estos animales comparándola con la de animales actuales cuya fisiología es conocida. Del estudio histológico de los huesos de dinosaurios se obtienen datos relativos a su biología como su edad, su ritmo de crecimiento, etc.
 - o **Hipótesis de trabajo:** el ejemplar de *Turiasaurus riodevensis* de Barrihonda-El Humero debería tratarse de un adulto que ha alcanzado su tamaño definitivo. Así mismo, dado que se trata de un eusaurópodo no neosaurópodo, no debemos esperar encontrar una remodelación secundaria extrema como la descrita en neosaurópodos.
- **Estudio de los restos directos e indirectos de terópodos de la Formación Villar del Arzobispo en busca de megaterópodos:** la presión de depredación es un factor importante de selección que favorece el aumento de tamaño en las presas, especialmente la ejercida por depredadores de gran tamaño. Los restos de terópodo, sin embargo, son escasos en la Formación Villar del Arzobispo, y se reducen principalmente a dientes aislados y huellas tridáctilas. Se procederá a su estudio y clasificación.

- **Hipótesis de trabajo:** dada la presencia de saurópodos gigantes, y al gran tamaño de algunos ornitiskios como *Dacentrurus*, cabe esperar la presencia de al menos un terópodo de gran tamaño entre su fauna de terópodos.

Todos estos objetivos pueden ser enmarcados en la hipótesis del gigantismo desarrollada por de Sander *et al.* (2010), quedando reflejada su aportación de este modo:

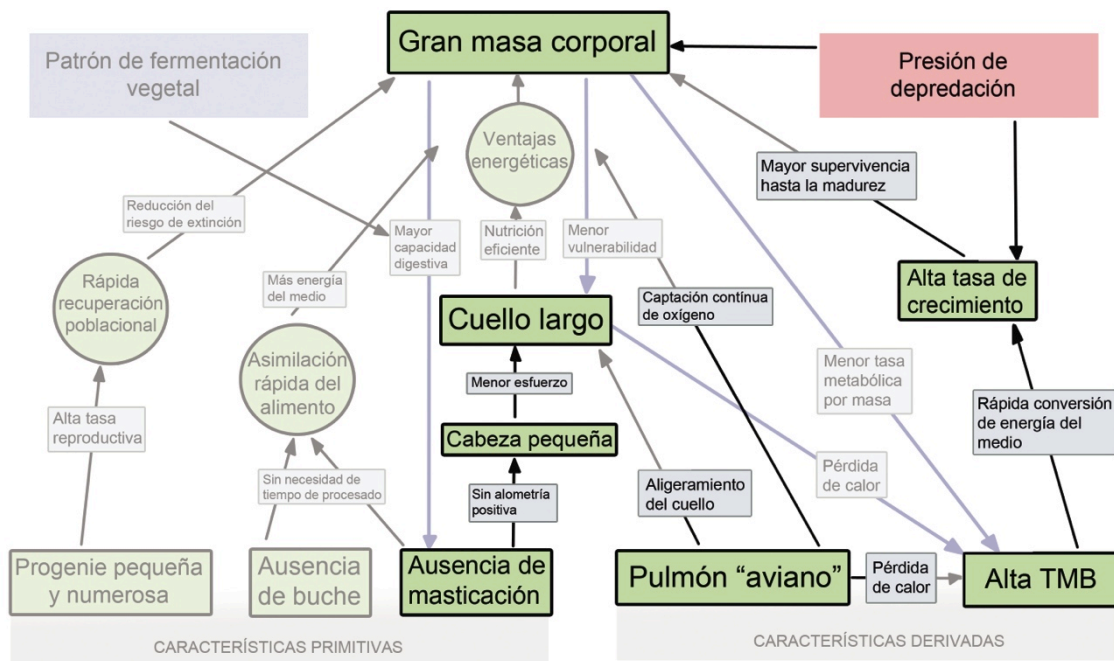


Figura 1.13. Diagrama de flujo de la cascada evolutiva que lleva al gigantismo en saurópodos. Los recuadros resaltados representan los campos en los que inciden los objetivos de la presente tesis doctoral. Los campos no resaltados no pertenecen a los objetivos dado que, o bien necesitan de otro tipo de evidencias fósiles (nidos, cáscaras de huevo) o bien necesitan del estudio de grandes bases de datos de saurópodos con tamaños muestrales elevados. Por lo tanto, se tratarán sólo aquellos aspectos relacionados con el estudio de taxones individuales o, en el caso de la presión de depredación, otros dinosaurios de su paleoecosistema. Modificada de Sander *et al.* (2010).



2. Material y metodología

- 2.1. Nomenclatura y abreviaturas
- 2.2. Metodología de campo
- 2.3. Metodologías de laboratorio
 - 2.3.1. Preparación paleontológica
 - 2.3.2. Técnicas paleohistológicas
- 2.4. Metodologías de estudio
- 2.5. Material estudiado
 - 2.5.1. *Turiasaurus riodevensis*
 - 2.5.2. *Losillasaurus giganteus*

2.1. Nomenclatura y abreviaturas

La nomenclatura anatómica sigue la normalizada, basada en las obras *Nomina Anatomica Avium* y *Nomina Anatomica Veterinaria* (ver Harris, 2004). La nomenclatura utilizada para las láminas vertebrales es la propuesta por Wilson (1999) por ser la más utilizada en las descripciones de vértebras de dinosaurios, acompañada de una descripción topográfica para facilitar la identificación.

A continuación se enumeran las abreviaturas institucionales, así como aquellas usadas tanto para los huesos craneales como para las láminas vertebrales:

Abreviaturas institucionales: FCPTD, Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis; ICP, Institut Català de Paleontologia; MAP, Museo Aragonés de Paleontología (Museo de la FCPTD); MCNV, Museo de Ciencias Naturales de Valencia; MNB, Museum für Naturkunde - Leibniz-Institut für Evolutions und Biodiversitätsforschung an der Humboldt-Universität zu Berlin; NHM, Natural History Museum, London. Siglado de las colecciones: CPT, colecciones del MAP (FCPTD); IPS, sigla de colecciones del antiguo Institut de Paleontologia de Sabadell (ICP); MCN, colecciones del MCNV; MB.R, colecciones del MNB; NHM.R, colecciones del NHM.

Huesos craneales: a, angular; af, fosa del adductor; ar, articular; bpt, proceso basipterigoideo; bt, basal tubera; bo, basioccipital; ca, crista antotica; ct, crista tuberalis; eo, exoccipital-opistótico; f, frontal; fv, fenestra vestibuli (= fenestra ovalis); j, yugal; ls, laterosfenoide; m, maxilar; n, nasal; osc, cresta otosfenoidal (= cresta präotica); p, parietal; pf, prefrontal; ps, parasfenoide; pt, pterigoide; po, postorbital; popr, proceso paroccipital; pra prearticular; pro, proótico; q, cuadrado; qf, fosa del cuadrado; qj, cuadrado-yugal; sa, surangular; so, supraoccipital; sq, escamoso; stf fosa supratemporal.

Nomenclatura vertebral: prz, prezigapófisis; poz, postzigapófisis; pl, pleurocelo; di, diapófisis; pa, parapófisis; acdl, centrodiafocial anterior; pcdl, centrodiafocial posterior; cpol, centropostzigapofisiales; cppl, centroprezigapofisiales; acpl, centroparapofisial anterior; pcpl, centroparapofisial posterior; prdl, prezigodiapofisial; sprl, esinoprezigapofisial; tppl, intraprezigapofisial; prpl, prezigoparapofisial, podl, postzigadiapofisial; spol, esinopostzigapofisial; prdl, paradiapofisial; podl, diapofisial posterior; spdl; espinodiapofisial; prsl, preespinal; posl, postespinal.

2.2. Metodología de campo

En los yacimientos donde se encuentran los fósiles empieza el proceso de excavación y preparación de estos restos, destinados a la conservación de los mismos. Por ello, la metodología en el campo reúne un conjunto de técnicas muy variadas para la extracción, conservación y registro de los fósiles, manteniendo su integridad y evitando la pérdida de información durante este proceso.

En el caso del yacimiento de Barrihonda-El Humero (RD-10), los restos fósiles de *Turiasaurus* y otros vertebrados aparecían entre una capa de arenisca – en ocasiones muy compacta - y una capa de margas más disgregables, lo que abría el abanico de metodologías a usar. Durante la excavación del yacimiento San Lorenzo (RD-28), los restos aparecieron en el interior de una matriz de arenisca muy compacta, por lo que las técnicas variaron significativamente.

Tratamientos *in situ*: excavación, consolidación y extracción

Para excavar se usó una amplia gama de herramientas, desde martillos neumáticos para rebajar las capas de roca circundantes, mazas, cinceles, y picoletas hasta bisturís, sondas de dentista, brochas y pinceles para la extracción de la matriz alrededor de los fósiles.

Se trabajó primero rebajando aquella roca sin restos fósiles con utensilios menos delicados o incluso con maquinaria pesada, como palas excavadoras o martillos neumáticos. Una vez en el nivel, se procedió a la excavación con la ayuda de martillos y cinceles, pasando luego a destornilladores o punzones cuando los restos estén más cercanos, siempre que la matriz era lo bastante disgregable y lo permitía. Una vez un resto afloraba, se procedía a rodearlo, delimitando su morfología con parte de sedimento, para evitar dañarlo durante la extracción. Así mismo, esta extracción con sedimento facilita que pierda la humedad poco a poco, y no repentinamente al abandonar el sedimento, evitando así la formación de grietas o fracturas mayores. Si el fósil parece ser quebradizo o aparece fragmentado, se consolidó con la ayuda de resina Paraloid® disuelta en acetona. Una vez los huesos quedan expuestos, se siglaron y ubicaron en un mapa de excavación (Figura 2.1.) que poder consultar a posteriori, ya sea durante la preparación en el laboratorio o durante su estudio.

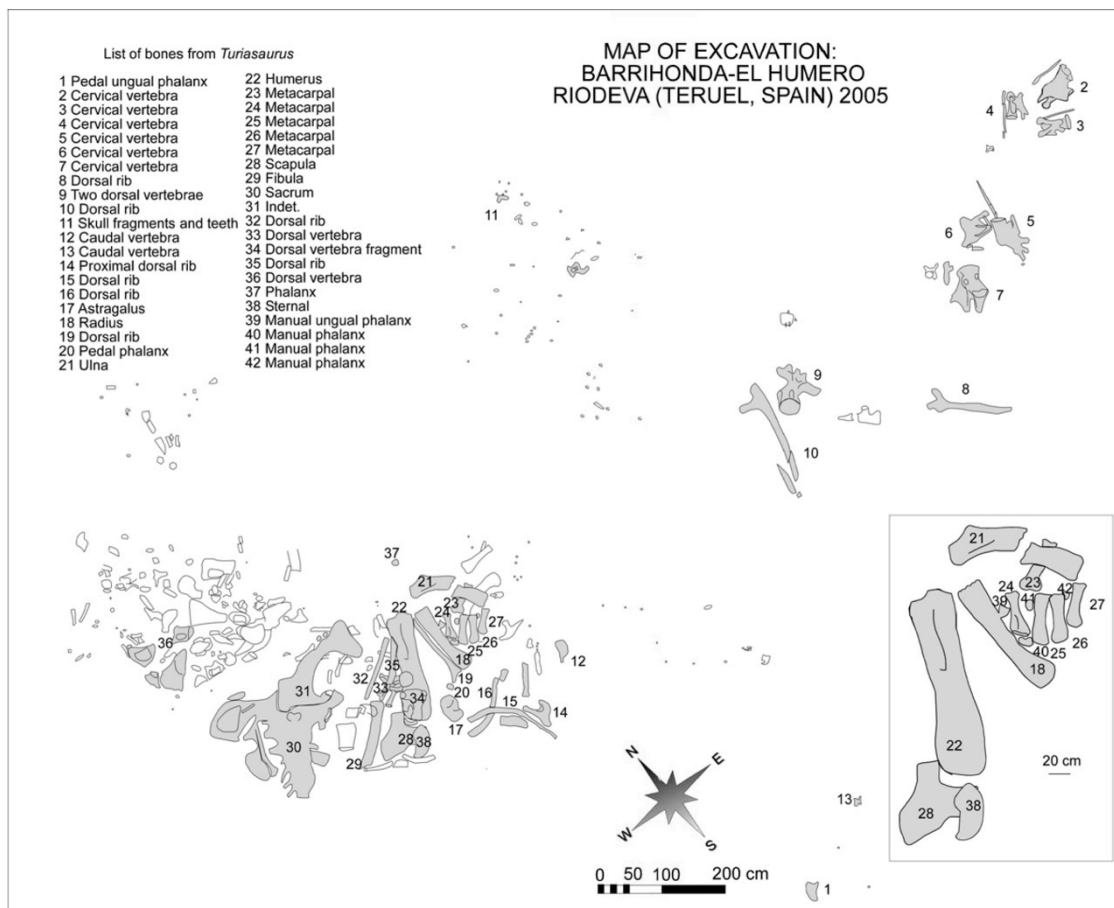


Figura 2.1. Mapa de excavación del yacimiento de Barrihonda-El Humero (RD-10) con la situación *in situ* de los restos fósiles de *Turiasaurus riodevensis*. Tomado de Royo-Torres *et al.* (2006).

A veces, el buen estado de conservación que presentaban ciertos ejemplares fósiles, permitía su extracción sin la aplicación de técnicas especiales. A éstos, una vez separados del sedimento, se les proporcionaba un embalaje adecuado con el fin de evitar que sufrieran daños durante el transporte y el tiempo que permanecerían almacenados en el laboratorio hasta su tratamiento definitivo. Para ello, se usó papel de aluminio y papel de celulosa, utilizado para proteger y acolchar el fósil, o simplemente bolsas de papel. En el caso de tratarse de piezas pequeñas, simplemente se guardaron en pequeñas cajas de plástico adecuadamente sigladas.

Para la extracción de fósiles de pequeño o mediano tamaño, fragmentados o que pudieran fragmentarse, se usaba un simple envoltorio. Para ello, se cubría la superficie del fósil con papel de aluminio, y una vez cubierto, se reforzaba con cinta adhesiva (Figura 2.2).

En ocasiones la protección simple no podía utilizarse, debido a un estado más delicado del fósil, o por tratarse de una asociación de varios restos, en cuyo caso utilizamos el procedimiento de engasado. Éste consiste en la colocación de gasas extendidas sobre el fósil, conveniente solapadas unas con otras, a modo de red. Con la ayuda de un pincel, impregnamos las gasas con un producto sintético en disolución. Entre los más empleados, el pegamento Imedio® disuelto en acetona o incluso la misma resina empleada como consolidante – como el anteriormente mencionado Paraloid®- en una alta concentración (20-30%). Una vez el disolvente se evapora, la gasa queda perfectamente adherida y rígida. El engasado conviene practicarlo sólo sobre una parte de la pieza, para evitar que pueda quedar encerrada en un compartimiento estanco e impermeable (Laborde 1986). Tras esto, descalzamos también el conjunto, separándolo de la roca y embalando la parte trasera del bloque.

En el caso de necesitar mayor protección se usaron embalajes mayores o carcassas. Estas permiten preservar la disposición original de los fósiles, la orientación, el grado de articulación, así como otros factores tafonómicos (Shelton, 1995). Al mismo tiempo le confiere la máxima protección, tanto en el momento de la extracción, como durante el transporte y almacenaje. Esta metodología puede dar como resultado bloques de unas proporciones y peso considerables, cuestión a considerar en función de los medios técnicos y humanos de los que dispongamos. Como paso previo a la aplicación de la escayola, se aislaron los ejemplares para evitar que estos productos se adhieran a la superficie del fósil (por ejemplo, con papel celulósico y posteriormente papel de aluminio). En ocasiones se añadieron esparto o estopa, varillas metálicas o listones a la escayola para evitar fracturas y colapsos (Figura 2.8). Una vez seco el material aplicado, se libera el fósil del sedimento subyacente, se voltea la pieza y acabamos el empaquetado cubriendo del mismo modo la superficie expuesta. En el caso de las carcassas mayores, como el sacro de *Turiasaurus* en RD-10, un especialista realizó un soporte con vigas y varillas metálicas soldadas tras la aplicación de la escayola y a la vez que se rebajaba el sedimento circundante (Figura 2.3).

Para facilitar la extracción y el transporte de las camas rígidas se usaron eslingas y cintas correderas preparadas para amarres y cargas. En el caso de las carcassas de mayor tamaño de los fósiles de *Turiasaurus*, se necesitó de camiones pluma o excavadoras para el levantamiento de las carcassas y su posterior traslado.



Figura 2.2. Consolidación del fémur hallado en el yacimiento San Lorenzo (RD-28) con Paraloid (a). El mismo fémur, ya en su carcasa de escayola junto a un embalaje en proceso (b). FCPTD.



Figura 2.3. Las enormes carcasas con soportes de vigas y varillas metálicas que fueron necesarias para los bloques que contenían el sacro de *Turiasaurus* y otro conjunto de huesos. En la foto, el momento de rebajar el sedimento circundante previo a la extracción con la ayuda de un camión-pluma. FCPTD.

2.3. Metodologías de laboratorio

2.3.1. Preparación paleontológica

La preparación de los materiales paleontológicos tuvo lugar en el Laboratorio Paleontológico de Dinópolis, donde se lleva a cabo la preparación de muchos de los restos fósiles que se recuperan en la provincia de Teruel. No obstante, el Laboratorio también participa de la difusión de dicho patrimonio, integrado en el recorrido que los visitantes realizan al acceder al Museo Aragonés de Paleontología en su visita a Dinópolis.

La preparación comienza con la recuperación de los fósiles en el campo y es necesaria tanto para revelar los rasgos de los ejemplares fósiles, como para conservar dichos rasgos y evitar su deterioro posterior a la extracción de la matriz sedimentaria. En paleontología, el término de preparación hace referencia al conjunto de procesos que recibe el fósil, encaminados a su estudio (Marín *et al*, 2007).

El proceso de preparación en el laboratorio comienza cuando se libera al fósil de los embalajes en que ha sido transportado desde el yacimiento. El primer paso es la observación, toma de decisiones y planificación de la preparación, según el fósil, su estado de conservación y el estudio al que se va a someter posteriormente. Una vez planeada la actuación, los pasos seguidos más comúnmente son la limpieza, la consolidación, el pegado y la reintegración volumétrica.

Limpieza

La primera actuación que siempre se realizó es una limpieza en superficie del fósil, para así liberarlo de la suciedad y restos de sedimento, intentando que la pérdida de información sea mínima. Esta limpieza puede tener lugar a través de procesos físicos o mecánicos, o bien procesos químicos.

- Procesos físicos o mecánicos: la eliminación de sedimento tiene lugar mediante rotores, percutores, equipos de chorros de arena y abrasivos, o simplemente, una actuación manual mediante punzones, bisturís, agujas enmangadas, palillos de madera o cepillos.
- Los procesos químicos consisten en la aplicación de reactivos para disolver o disgregar la matriz sedimentaria. Dependiendo de la composición química de los

sedimentos y del fósil los reactivos a utilizar son unos u otros. La aplicación de estos productos suele ser empapados en gasas, algodón u otro material absorbente, bien mediante goteo, por inmersión o mediante cepillos o hisopos. En el caso de los restos fósiles de dinosaurios de Riodeva, tan sólo se realizaron hisopos con agua para reblandecer el sedimento, ya que la mayor parte de la limpieza fue mediante procesos físicos.

Consolidación

Se trata de uno de los procesos más importantes de la preparación, y se encarga de reforzar la estructura interna del hueso. Ésta tiene que tener lugar continuamente durante el proceso si es necesario. Se realiza, al igual que durante el trabajo de campo, mediante adhesivos o resinas disueltas a diferentes concentraciones que, al penetrar en el fósil, rellenan los poros y cavidades, alcanzando al secarse diferentes grados de rigidez, reforzando así el hueso. La concentración va variando según avance el proceso y según las necesidades.

La aplicación puede tener lugar mediante goteo por jeringuillas, botes de plástico con boquilla, vaporización o inmersión de la pieza. La resina más utilizada en preparación fósil es el Paraloid B72.

Pegado

Los fósiles aparecen normalmente fragmentados, pero en la mayoría de ocasiones pueden reconstruirse. Para ello se llevó un control estricto sobre las piezas y fragmentos, por si es posible el pegado de las partes fracturadas. Si se partía en el yacimiento o en el laboratorio algún fragmento, se marcaban ambos lados de la fractura de modo que pudieran identificarse para poder encajarlo correctamente más tarde.

Si el hueso aparecía muy fragmentado, o se trataba de huesos especialmente finos, se le aplicaba un engasado idéntico al usado en el campo. Cuando se trataba de pegar piezas grandes, se usaba resina epoxi de dos componentes. Además, como estas piezas necesitaban estar adheridas un tiempo hasta que la resina se endureciera, se usaban camas de arena, que aseguran el equilibrio del conjunto mientras se pega.

Reintegración volumétrica

Una vez la pieza está pegada, se rellenan los huecos que quedaban entre distintas partes del hueso. Esta reintegración debe ser perfectamente reconocible por el color, relieve y textura, debe reconstruir la morfología original del hueso y debe evitar cualquier distorsión de las dimensiones o morfología. El material más utilizado en el laboratorio para las reintegraciones fueron las resinas sintéticas de dos componentes, fáciles de moldear con las manos y que, una vez endurecidas, adquirirían consistencia de plástico.

2.3.2. Técnicas paleohistológicas

Tradicionalmente, las secciones delgadas de hueso se cortaban de muestras de hueso, extraídas del elemento esquelético en cuestión mediante fractura con herramientas de preparación o sierras de roca. Alternativamente, material ya fragmentado se usa. Además de dañar los especímenes, este método tiene la inconveniencia de que el lugar de muestreo en el hueso rara vez puede elegirse libremente, sino que suele seguir fracturas preexistentes o áreas dañadas para reducir el impacto. Esto dificulta aun más las comparaciones intraespecíficas e interespecíficas, ya que muchas características están influenciadas, e incluso determinadas por la posición de la muestra en el hueso (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Reid, 1997b). Además, los huesos completos y bien identificados rara vez están disponibles para ser seccionados.

La técnica de muestreo más usada, figurada por Sander (2000), Sander *et al.* (2006) y Stein *et al.* (2010) evita en gran manera los problemas de destrucción y localización imprecisa de las muestras mediante el uso de un extractor de testigos. El equipo consiste en un taladro eléctrico montado en un pequeño banco de trabajo. Una pequeña broca para sacar el testigo (con borde de diamante de 1,5 cm de diámetro y 5 cm de longitud) puede ser usada en determinadas localizaciones precisas en los huesos (figura 2.4). Esto facilita la compatibilidad de muestras, permitiendo muestrear sitios homólogos en varios individuos. Debido a este daño limitado, los especímenes completos y bien identificados pueden ser muestreados, incluyendo incluso holotipos y otros fósiles de extraordinaria importancia (Sander, 2000). En los casos en que los huesos aparecen fracturados y necesitan de una preparación con abundante reintegración en el laboratorio, en previsión de un estudio paleohistológico, se recomienda dejar sin pegar una esquirla de hueso de la zona a muestrear (John R. Horner, com. pers.), pudiendo ahorrar el tiempo de muestreo.



Figura 2.4. Taladro para la extracción de testigos de hueso.

El hueso seleccionado se sitúa en el banco de trabajo, colocado en la posición deseada, y estabilizado con cojines rellenos de arena o material acolchado. Entonces, el testigo se taladra cuidadosamente hasta la profundidad deseada, usando agua como lubricante y refrigerante, constantemente. Si el taladro penetra algo menos de la mitad del hueso, habrá llegado hasta la cavidad medular del núcleo del hueso. Si el córtex es más grueso que 40 mm, el testigo puede ser demasiado corto, pero se puede sacar el testigo en dos segmentos, siendo después pegados. Una cosa muy importante a tener en cuenta es anotar la orientación del testigo con respecto al eje largo del elemento, para facilitar el control del seccionado de estos testigos. El orificio dejado por el testigo en el hueso rara vez compromete la estabilidad del hueso o su morfología, y provee de la localización permanente del punto muestreado (Sander, 2000; Stein *et al.*, 2010).

En caso de que no se usen testigos, hace falta reducir las muestras hasta tamaños manejables que quepan en los portaobjetos. Con ese propósito, los huesos estudiados se cortaron con una sierra con borde de diamante (Figura 2.5) usando una hoja de 0.5 mm de anchura, para minimizar la pérdida de material. En el caso de huesos pequeños, se cortó toda su sección. En caso de huesos mayores, tras cortar una sección de la diáfisis, esta se cortó en fragmentos menores que conservaran la secuencia desde la cavidad medular hasta la superficie del hueso (Figura 2.6). En los casos en que los huesos fueron muy pequeños, o se querían aprovechar esquirlas de pequeño tamaño, las muestras fueron embebidas en resina epoxi de dos componentes Araldit 2020 que tras endurecer en 48 horas queda traslúcida y dure. Los cortes se realizaron con la misma sierra de roca. Una vez se obtiene la muestra y se ha elegido la sección a estudiar, se procede a pulir dicha superficie.



Figura 2.5. Cortadora de rocas con filo de diamante. En las fotografías se aprecia el proceso de corte de un fragmento proximal de costilla.

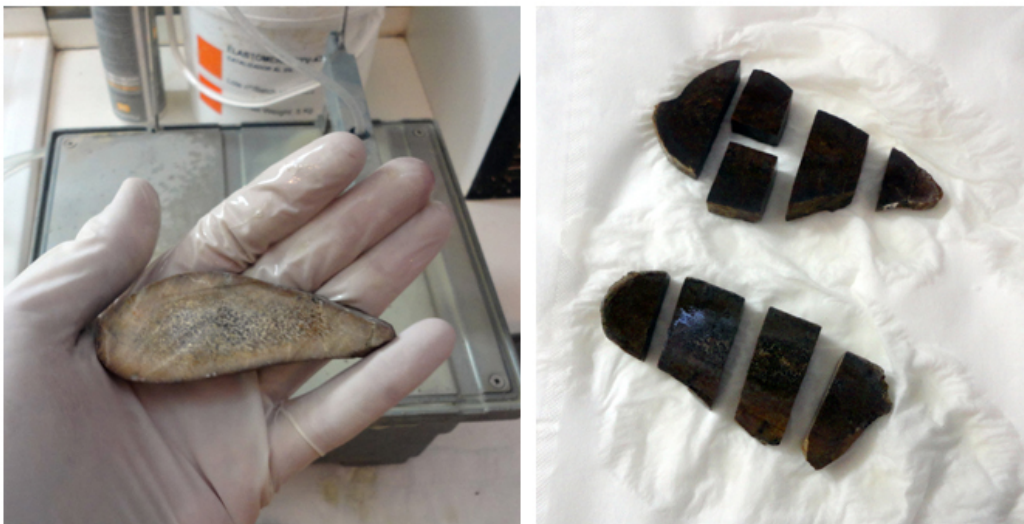


Figura 2.6. Últimas etapas del cortado para la obtención de las muestras. Tras obtener una sección, esta se corta en fragmentos manejables y de un tamaño no superior al del portaobjetos.

El primer paso de pulido se realizó usando una máquina pulidora con 4 discos de pulido de grano descendiente desde 140, 300, 600 hasta 1400 (Figura 2.7). Posteriormente, se pasó al pulido manual usando carborundo abrasivo de grano 800 (Figura 2.8). Pese a llegar a un grano de pulido mucho menor que el carborundo, no se pudo dejar como pulido definitivo el realizado con la máquina, dado que la rotación del disco no dejaba un pulido uniforme en toda su superficie. Una vez la superficie de la muestra estaba pulida, se pulieron los portaobjetos con el abrasivo de 800, para una mayor adhesión a la muestra. El pegado de las muestras a los portaobjetos se realizó mediante la misma resina epoxi que la inclusión de las muestras.



Figura 2.7. Pulidora de rocas. Permite rebajar y pulir rápidamente las muestras de roca y fósiles, pero los pulidos definitivos deben realizarse a mano para no perder la muestra.

Una vez pasadas 48 horas, se debe cortar la muestra a un grosor menor, para dejar una pequeña lámina de roca pegada al portaobjetos, y dejar el resto de muestra disponible para otra lámina o para su pulido. En el estudio de Sander (2000) los testigos fueron embebidos en la resina, y cortados por la mitad. Una mitad del testigo fue pulido hasta tener un alto brillo, mientras que la otra fue seccionada para láminas delgadas. En el presente estudio se pulieron los extremos de hueso que no se usaron como lámina delgada, pero no se observaron líneas de pulido.



Figura 2.8. Material de pulido y proceso de pulido a mano.

Para ello, se cortaron las muestras con la misma sierra de roca, dejando una lámina de unos 2-3 mm pegada al portaobjetos (Figura 2.9). Dado que la sierra disponible no incorporaba soportes para portaobjetos, no se pudo apurar más. Una vez el portaobjetos con la lámina de muestra se quedó separado del resto de muestra, se pasó a un segundo pulido usando la máquina pulidora con disco de 140 y 300 y carborundo abrasivo de 400, 600 y 800. En este caso, se prefirió primar el pulido manual, dado que había peligro de perder la muestra. Una vez pulido con el abrasivo de 800, se observó cada lámina delgada al microscopio para comprobar que el grosor era el deseado. Las láminas delgadas normalmente se reducen a una anchura de 30 micras a 60 micras. Aunque 30 micras son casi demasiado delgadas para estudios paleohistológicos, algunos huesos presentan crecimiento de minerales oscuros en las lagunas de osteocitos, de modo que secciones muy finas deben realizarse para asegurarse que sean láminas traslúcidas (Sander, 2000). En este caso, dado que el corte se realizó a 2 mm, se realizaron varios ciclos de observación y pulido, hasta que se observaron los detalles de la microanatomía como se necesitaba.



Figura 2.9. Muestras pegadas al portaobjetos a falta del pulido final y cierre con cubreobjetos.

Las láminas delgadas y secciones pulidas son examinadas normalmente con microscopios normales de luz transmitida y polarizada, así como de luz incidente. Estos últimos han sido usados principalmente para el estudio de las secciones pulidas (Sander, 2000). A pocos aumentos, las secciones pulidas se observaron con un microscopio binocular, de luz incidente. Así, se pudo caracterizar la microanatomía a grandes rasgos, incluyendo las líneas de crecimiento cuando fueron visibles (Figura 2.16). Por otro lado, este método permite la búsqueda de líneas de pulido.

Para mayores aumentos, se usó un microscopio petrográfico, que permitió el estudio de las láminas delgadas a luz normal y polarizada a 40 y 100 aumentos principalmente (Figura 2.10).



Figura 2.10. Microscopios usados para la observación de las muestras. Izquierda, la lupa binocular. Derecha, el microscopio petrográfico.

2.4. Metodologías de estudio

Para los diferentes estudios realizados en esta tesis doctoral se emplearon diversidad de metodologías. A continuación se detallarán en líneas generales, para ser tratadas con mayor detalle en cada capítulo correspondiente.

Metodología de inferencia filogenética

La inferencia de las características de los tejidos blandos en saurópodos no es una tarea fácil, pues sus particularidades en el aparato locomotor fueron novedades que no se han mantenido en representantes actuales (Salgado *et al.*, 1997; Wilson & Sereno, 1998; Upchurch, 2004). Contrastan así, por ejemplo con los terópodos, cercanamente emparentados con las aves (Gatesy, 1990; Hutchinson, 2001a, 2001b; Carrano & Hutchinson, 2002; Hutchinson *et al.*, 2005). Por esta razón, las reconstrucciones, ya sean de musculatura, sistema de sacos aéreos o movilidad, necesitan de la integración de datos paleontológicos y neontológicos, así como de una metodología de inferencia adecuada que minimice los posibles errores y el grado de especulación (Bryant & Seymour, 1990; Witmer, 1995, 1997).

El criterio para reconocer los correlatos estructurales de las estructuras neumáticas en vértebras de saurópodo sigue la metodología del “*Extant Phylogenetic Bracket*” (Bryant & Russell, 1992; Witmer, 1995, 1997). La posición filogenética de Sauropodomorpha dentro de Saurischia está firmemente respaldada (ver, por ejemplo, Gauthier, 1986; Sereno, 1999), lo cual capacita la aplicación del EPB para reconstruir dichos tejidos usando los grupos Crocodylia y Aves como grupos actuales que proveen el marco anatómico. Para la comparación de la musculatura y demás tejidos blandos se siguen los trabajos de Britt (1993), O'Connor (2003, 2004, 2006), Wedel (2000a, 2005) y Witmer (1990, 1997).

Esta metodología se explica con más detalle en el capítulo 3, dedicado a la reconstrucción de musculatura de cráneo y cuello, así como en el capítulo 4, dedicado a la neumaticidad.

Metodología de estudio histológico

Los estudios sobre historia de vida basados en la Paleohistología tratan de responder si hay una relación entre el tamaño, la madurez y la histología. Se parte siempre de la misma hipótesis nula: en una muestra de huesos de diferente tamaño pertenecientes a un mismo taxón, los pequeños se consideran los más jóvenes y, por lo tanto, mostrarán un tejido óseo más joven.

Como el tamaño, forma y disposición de los espacios refleja el sistema vascular en el hueso vivo, la transición del tipo infantil al adulto, a través del juvenil, documenta una disminución del volumen y creciente organización del sistema vascular durante la ontogenia. También registra una disminución en la tasa de crecimiento, más concretamente la tasa de deposición ósea. A nivel subvascular, este mismo decrecimiento en la tasa de crecimiento también se documenta por el incremento de hueso lamelar y la disminución de hueso fibroso (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Ricqlès *et al.*, 1991), el aumento en número e intensidad de generaciones de osteocitos en las osteonas primarias, y el mayor aplanamiento de las lagunas de estos (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

En las ocasiones en que queda registro de las pausas anuales de crecimiento en forma de LAG, se pueden llegar a contar generaciones anuales de crecimiento óseo, de modo que se puede llegar a estimar la edad del individuo. A falta de líneas de crecimiento, que no son especialmente abundantes en fémures de saurópodos, algunos autores han determinado diferentes estadios de desarrollo a través de la microanatomía del hueso de individuos en diferentes estados de crecimiento. En general estos estadios se basan en los definidos para amniotas actuales partiendo de un estadio de neonato-embrión y pasando por estadios de cría (o polluelo), juvenil, sub-adulto y adulto (Sander *et al.*, 2011). En esta tesis, se siguen los trabajos basados en estos estadios para la determinación del grado de madurez.

Esta metodología se explica con mayor detalle en el capítulo 5, dedicado al estudio paleohistológico.

Metodología de estimación de tamaño

Las estimaciones de la masa y del tamaño de los dinosaurios han sido de mucho interés desde su descubrimiento. Entre los intentos por determinar una masa realista, destacan los trabajos Colbert (1962), Alexander (1985), Anderson *et al.* (1985), Paul (1988), Christiansen (1997) o Mazzetta *et al.* (2004).

El cálculo de la masa según Anderson *et al.* (1985) se establece entre las circunferencias mínimas del húmero y fémur, siguiendo esta ecuación, donde W es la masa en gramos, C_h es la circunferencia del húmero y C_f la circunferencia del fémur:

$$W=0.078 C_{h+f}^{2.73}$$

Recientemente, Packard *et al.* (2009) revisaron las metodologías de estimación de pesos y, entre ellas, revisaron la ecuación de Anderson *et al.* (1985). Packard *et al.* (2009) concluyeron que los ajustes no lineales ofrecen un ajuste mejor que los logarítmicos. Su nueva fórmula para el ajuste no lineal es la siguiente:

$$M(g)=3,352 C_{h+f}^{2,125}$$

Para la estimación de la masa se sigue el método de Anderson *et al.* (1985), recalculado por Packard *et al.* (2009). Así mismo, en el capítulo 6 se explican con mayor detalle los métodos de estimación de tamaño usados.

Metodología de reconstrucción tridimensional

Para realizar la reconstrucción de estos saurópodos se partió de la forma básica de un saurópodo basal, sobre la que se representaron los huesos conocidos, a escala de las dimensiones estimadas para sus extremidades, cuello y cola. En cuanto a la reconstrucción esquelética, se parte o bien de fotografías de los huesos en sus diferentes vistas, o de reconstrucciones bidimensionales de los huesos cuando estos no están lo suficientemente bien conservados.

Una vez obtenido este esquema anatómico que sirve de base, se pasa al trabajo de modelado digital. En una primera fase se usó el software 3DS Max® para dar forma tridimensional a los huesos y al saurópodo completo. A partir de un cubo, y mediante extrusiones y movimientos de vértices, se fue perfilando la silueta del elemento en cada una de sus vistas. Tras un modelado general, se pasó a los detalles, usando el software ZBrush®. Finalmente, se procedió a una proyección de su superficie, para así poder aplicarle una textura realista.

En el capítulo 7 se explica con mayor detalle el proceso de reconstrucción anatómica completa.

Metodología de estudio de dientes de terópodo.

La identificación de los potenciales depredadores del paleoecosistema de la Formación Villar del Arzobispo se hizo mediante el estudio de dientes aislados, que son restos fósiles relativamente abundantes. El uso de dientes de terópodo con propósitos taxonómicos ha sido discutido por varios autores (Currie *et al.* 1990; Rauhut & Werner 1995; Sankey *et al.* 2002), pero en general se acepta su validez para identificaciones a nivel supragenérico (Currie *et al.*, 1990)

Para el estudio de los dientes de terópodo se partió de una muestra de 28 dientes recuperada de cuatro yacimientos diferentes durante las campañas de prospección y excavación en Riodeva, a los que se unieron un diente hallado en Formiche y la información publicada acerca de dientes de terópodo de otras localidades de la Formación Villar del Arzobispo, como Alpuente o Galve. Como comparación, se usaron las colecciones de dientes de terópodo de Tendaguru del MNB, así como la gran base de datos publicada por Smith *et al.* (2005) y Smith & Lamanna (2006).

Para la toma de medidas y la terminología topológica se siguió a Smith *et al.* (2005). Las medidas se tomaron con un calibre digital. La base de datos de medidas de dientes se realizaron una serie de tests estadísticos, incluyendo un Análisis de Componentes principales, un Análisis Cluster y varias representaciones gráficas de las medidas. Para todo ello se usaron los software Statistica 7.1 y PAST (Hammer *et al.* 2001).

La clasificación y filogenia de terópodos usada en este estudio sigue los trabajos de Holtz & Osmólska (2004), Smith *et al.* (2007), Brusatte & Sereno (2008), Benson *et al.* (2010) y Benson (2010).

En el capítulo 8, dedicado a la presión de depredación, se detalla el proceso de estudio de los dientes de terópodo, así como su relación con los restos indirectos.

2.5. Material estudiado

Para la realización de los estudios de esta tesis doctoral se accedió a una serie de colecciones. El principal material de estudio ha sido el paratipo de *Turiasaurus riodevensis*, (Tabla I) si bien se ha estudiado también el paratipo de *Losillasaurus giganteus* (Tabla II), el taxón más cercano filogenéticamente. Los cortes histológicos se realizaron en material del paratipo de *Turiasaurus riodevensis* y del ejemplar de *Turiasauria* indet. recuperado en 2010 en el yacimiento de San Lorenzo (RD-28) en Riodeva (todavía en estudio).

Para el resto de estudios se recurrió a variedad de materiales. En el caso del estudio de los terópodos del paleoecosistema de la Formación Villar del Arzobispo, se estudió una muestra de decenas de dientes de terópodo recuperados en Riodeva durante los 10 años de actuaciones en la zona.

Como material comparativo, se estudiaron las colecciones de saurópodos y dientes de terópodo del Museum für Naturkunde de Berlín y el Natural History Museum de Londres. Así mismo, se realizaron cortes histológicos a material de estegosaurios y ornitópodos de las colecciones del Museo Aragonés de Paleontología para identificar un mayor rango de estadios ontogenéticos.

Si bien parte del material estudiado aun no ha sido descrito en detalle, no es el objetivo de este trabajo el realizar un estudio sistematico. Por ello, se describirán brevemente únicamente los fósiles de interés para los estudios de los cuellos y la neumaticidad (capítulos 3 y 4). La lista de elementos anatómicos estudiados para estos estudios se detalla en las tablas I y II.

Sigla de colección	Elemento	Ubicación	Referencia
CPT-1211	Cráneo y mandíbula	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006; Royo-Torres & Upchurch, 2012
CPT-1212 a 1219	Dientes	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006; Royo-Torres & Upchurch, 2012
CPT-1220	Vértebra cervical	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1221	Vértebra cervical	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1222	Vértebra cervical	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1223	Vértebra cervical	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1224	Vértebra cervical	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1225	Vértebra cervical	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1226	Vértebra dorsal	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1227	Vértebras dorsales (2)	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1228	Vértebra dorsal	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1229	Costilla dorsal	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1230	Costilla dorsal	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1231	Costilla dorsal	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1232	Costilla dorsal	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1233	Costilla dorsal	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1234	Costilla dorsal	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1235	Costilla dorsal	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1236	Costilla dorsal	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006
CPT-1422	Costilla cervical	MAP	Royo-Torres <i>et al.</i> , 2006

Tabla I: Conjunto de elementos estudiados de *Turiasaurus riodevensis*.

Sigla de campo	Sigla de colección	Elemento	Ubicación	Referencia
Lo-1	MCN SVI ¿?	Vértebra cervical anterior	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Lo-2	MCN SVI ¿?	Vértebra cervical anterior	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Lo-3	MCN SVI ¿?	Vértebra cervical media-posterior	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Lo-4	MCN SVI ¿?	Vértebra cervical media-posterior	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Lo-5	MCN SVI 007	Vértebra caudal anterior	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Lo-6	MCN SVI ¿?	Vértebra caudal anterior	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Lo-11	MCN SVI ¿?	Vértebra dorsal media	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Lo-17a	MCN SVI 002	Cuerpo vertebral dorsal posterior	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Lo-17b	MCN SVI 004	Neuroapófisis de vértebra dorsal posterior	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Lo-17c	MCN SVI 006	Fragmento de proceso transversal	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Lo-18a	MCN SVI 003	Fragmento de cuerpo vertebral dorsal posterior	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Lo-18b	MCN SVI 005	Neurapófisis	MCNV	Casanovas <i>et al.</i> , 2001
Desconocida	MCN Din 01-1	Axis	MCNV	Gascó, 2009
Desconocida	IPS-37447	Fragmento de costilla cervical	ICP	Gascó, 2009

Tabla II: Conjunto de elementos estudiados de *Losillasaurus giganteus*.

2.5.1. *Turiasaurus riodevensis*

SAUROPODOMORPHA HUENE, 1932

SAUROPODA MARSH, 1878

EUSAUROPODA UPCHURCH, 1995

TURIASAURIA ROYO-TORRES, COBOS & ALCALÁ, 2006

Turiasaurus riodevensis ROYO-TORRES, COBOS & ALCALÁ, 2006

El holotipo de este saurópodo está formado por la pata delantera articulada. El paratipo constituye el resto de material encontrado en el mismo yacimiento pero no en articulación con la mencionada pata delantera. Cabe destacar el cráneo, que aunque hallado en multitud de fragmentos, constituye hasta la fecha el cráneo de saurópodo más completo publicado en el país. Respecto del esqueleto postcraneal, se recuperaron 6 vértebras cervicales con costillas cervicales asociadas, tres vértebras dorsales anteriores-medias, dos centros vertebrales dorsales posteriores, el sacro con los dos ílion en conexión, los dos pubis, dos vértebras caudales posteriores, dos pies completos incluyendo astrágalos, metatarsos y falanges, y la ya mencionada pata delantera completa (Royo-Torres *et al.*, 2006).

Cráneo

Durante la excavación de *Turiasaurus riodevensis* en el yacimiento de Barrihonda-El Humero se recuperaron varios fragmentos craneales y numerosos dientes. Tras los trabajos de extracción y preparación, se identificaron los principales huesos craneales conservados (Figura 2.11.). Este estudio permitió reconocer que la zona mejor preservada del cráneo es la posterior, incluyendo el basicráneo, los dos cuadrados, cuadradoyugales, parte del pterigoides, postorbitales, frontales, prefrontales y un lacrimal. Además, aunque más fragmentarios, también se conservan fragmentos del maxilar, premaxilar, nasal, yugal y palatino. Así mismo, se halló también el fragmento proximal de la hemimandíbula izquierda, incluyendo el articular, angular y parte del surangular (Royo-Torres & Upchurch, 2012). Este cráneo constituye el cráneo más completo del registro español de dinosaurios saurópodos. Si bien el estado de conservación de los restos de *Turiasaurus* es deficiente en su configuración tridimensional, sus superficies se hallan bien conservadas. Los datos referentes a las descripciones del material craneal se basan en Royo-Torres *et al.*, (2006).

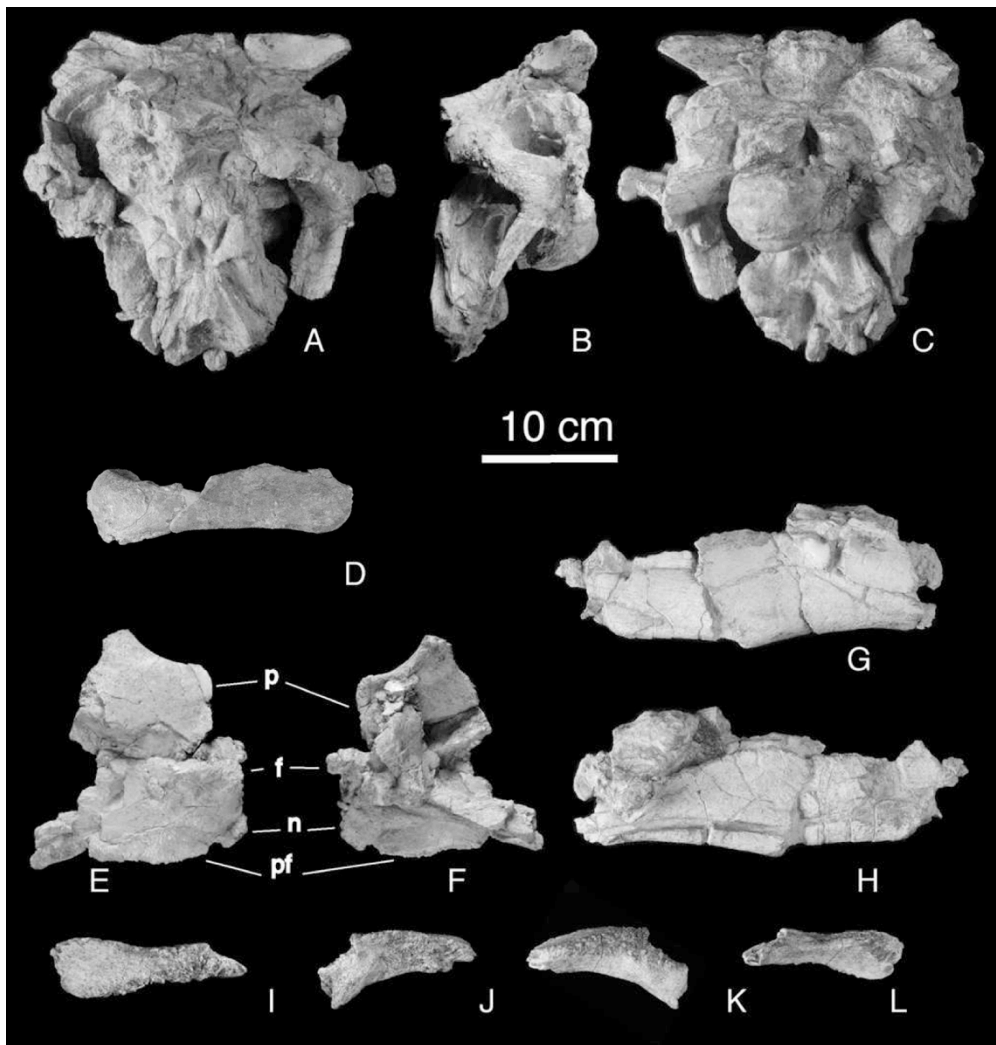


Figura 2.11. Varios fragmentos craneales de *Turiasaurus riodevensis*. Basicráneo en vista anterior (A), lateral (B) y posterior (C); cuadrado-yugal derecho en vista lateral (D); fragmento de techo craneal incluyendo parietal (p), frontal (f), nasal (n) y prefrontal (pf) en vista dorsal (E) y ventral (F); mandíbula izquierda en vista lateral (G) y medial (H); prefrontal izquierdo en vistas dorsal (I), posterior (J), anterior (K) y medial (L).

El cráneo y mandíbulas de *Turiasaurus* están representadas por abundantes restos fragmentarios reconocibles. En general, la parte posterior del cráneo es la mejor conservada, mientras que las regiones anteriores son las que resultaron más dañadas y de las que se han recuperado menos restos reconocibles. Sin embargo, los elementos conservados permiten hacer inferencias anatómicas como para reconstruir el aspecto del cráneo, aunque la parte anterior es la que más grado de especulación conlleva (Royo-Torres & Upchurch, 2012).

Turiasaurus probablemente tuvo un cráneo corto y alto, semejante a los de *Camarasaurus* y los no-neosaurópodos *Jobaria* y *Mamenchisaurus*, en vez de los cráneos alargados típicos de diplodócidos y titanosaurios (Salgado & Calvo, 1997; Upchurch, 1999; Curry-Rogers & Forster, 2001; Wilson, 2005; Royo-Torres & Upchurch, 2012). Las narinas exteriores se han reconstruido aproximadamente como las de los macronarios (Wilson & Sereno, 1998). Esto se basa en la barra internasal recuperada, formada por el proceso ascendente de los premaxilares y parte del proceso descendente de los nasales descrita por Royo-Torres & Upchurch, 2012. El hocico debió de ser redondeado como en los macronarios y no terminando de forma cuadrangular como en diplodócidos (Upchurch, 1998; Sereno *et al.*, 2007). No se ha encontrado evidencia alguna de un foramen subnarial por lo fragmentario del material, pero dado que éste aparece en prácticamente todos los saurisquios, es más que probable que *Turiasaurus* tuviese esta característica (Royo-Torres & Upchurch, 2012). La fenestra anteorbital está mal conservada en el maxilar, y el lacrimal es muy fragmentario. Sin embargo, los fragmentos hallados sugieren que el proceso ascendente del maxilar se orientaba porterodorsalmente, el lacrimal era largo y delgado, y la narina externa resultaría parcialmente retraída. Por lo tanto, las evidencias sugieren que la fenestra anteorbital sería reducida y de una morfología semejante a una gota en vista lateral (Royo-Torres & Upchurch, 2012).

El postorbital indica que la fenestra infratemporal se extendía hacia anterior por debajo de la órbita, de modo que esta última sería de morfología ovalada con un margen ventral más agudo. El yugal probablemente quedaba excluido del margen ventral del cráneo por el contacto del cuadrado-yugal con el maxilar, y el proceso ventral del escamoso contactaba con el proceso dorsal del cuadrado-yugal. El ángulo de 90° formado por los procesos dorsal y anterior del cuadrado-yugal y la orientación lateroventral de los procesos basipterigoideos sugieren que el cuadrado se orientaba aproximadamente en posición vertical (Royo-Torres & Upchurch, 2012), en vez de inclinado posterodorsalmente como en los diplodócidos (Upchurch *et al.*, 2004).

El techo del cráneo es difícil de reconstruir con precisión, pero parece probable que los frontales fuesen anchos transversalmente y cortos anteroposteriormente, y se suturasen en la línea media. El prefrontal ocupa la porción anterolateral del cráneo y tiene un margen posteromedialredondeado, en contraste con el afilado visto en diplodocoideos (Upchurch,

1998; Wilson, 2002). Poco se conoce de la estructura de los nasales y los contactos entre nasal, frontal, prefrontal y proceso ascendente del maxilar. Se reconstruyó siguiendo a *Camarasaurus*, si bien el aspecto del extremo distal del proceso ascendente del maxilar sugiere que fuese diferente a este género. Los parietales son cortos anteroposteriormente y las fenestras supratemporales son grandes y dirigidas dorsalmente y ligeramente lateralmente. Estas fenestras son muy semejantes a las de *Mamenchisaurus youngi*, en el cual los diámetros anteroposterior y transversal son sub-iguales. *Turiasaurus* no poseía foramen pineal y apertura post-parietal (Royo-Torres & Upchurch, 2012).

El área occipital de *Turiasaurus* se asemeja al de muchos saurópodos, con procesos paroccipitales bien desarrollados dirigidos lateralmente y ligeramente hacia ventral (Royo-Torres & Upchurch, 2012). Estos procesos carecen de las extensiones observadas en algunos titanosaurios (Wilson, 2002). La morfología del foramen magnum no se puede determinar con precisión. Las fenestras post-temporales se han reconstruido en la posición plesiomórfica, en la unión del exoccipital-opistótico, supraoccipital y parietal, en vez de en el supraoccipital, como se observa en nemegtosauridos (Sereno *et al.*, 2007; Yates, 2007). El cóndilo occipital es grande y se dirige posteroventralmente como en la mayoría de saurópodos, y no ventralmente como en algunos diplodocoideos (Upchurch, 1995, 1998).

La estructura de la mandíbula es poco conocida a partir del material disponible. La fenestra mandibular externa se ha reconstruido como cerrada, pero no se puede descartar que estuviese abierta. El surangular es aproximadamente 1,6 veces la altura del angular en vista lateral, como se observa en no-neosauropodos (Wilson, 2002; Upchurch, 2009; Royo-Torres & Upchurch, 2012). El número completo de dientes es desconocido, pero es improbable que estos se restringiesen al margen más anterior, como ocurre en diplodocoideos y algunos titanosaurios (Upchurch, 1995, 1998, 1999; Curry-Rogers & Forster, 2001; Wilson, 2002; Sereno *et al.*, 2007). Por la posición de los pocos dientes en alveolo, la morfología de las coronas, las facetas de desgaste y sus relaciones filogenéticas, los dientes se habrían colocado de manera imbricada, con el margen distal de un diente situado en posición labial respecto al borde mesial del diente siguiente. La oclusión de los dientes de la mandíbula superior con los de la inferior daría lugar a las facetas de desgaste en “V” como consecuencia de un cierre y oclusión ortal y ausencia de masticación (ver Calvo, 1994; Upchurch & Barrett, 2000; Royo-Torres & Upchurch, 2012).

Vértebras y costillas cervicales

Se han hallado en total restos de seis vértebras cervicales de *Turiasaurus*, (Figuras 2.12 y 2.13) destacando una especialmente bien conservada (CPT-1220). Además, se han hallado dos costillas cervicales desarticuladas (CPT-1263 y CPT-1422).

En todas las vértebras destaca su marcada opistocelia. La superficie articular anterior de los centros presenta una relación altura/anchura cercana o menor a la unidad, presentando cóndilos de sección circular. Tanto sus cóndilos como cótilos presentan una superficie con estriaciones concéntricas en su periferia, seguidas externamente por rugosidades muy marcadas.

Las parapófisis parten del tercio anterior del centro vertebral, dirigiéndose lateralmente. En la mayoría de casos están completamente fusionadas al *capitulum* de las costillas cervicales. Las diapófisis en general se conservan peor, pero parecen dirigirse ventrolateralmente desde el tercio anterior o la región media del arco neural, justo por encima del pleurocelo, donde confluyen las láminas prezigapofisial y postzigapofisial superiores.

Presentan láminas prezigadiapofisiales y postzigadiapofisiales espinopostzigapofisiales y espinoprezigapofisiales. Estas cuatro láminas delimitan una suave concavidad lateral a la espina neural. La zona ventral del arco neural, donde se alojarían las láminas centrodiapofisiales no se conserva bien, debido a su estado de conservación, de manera que no es posible determinar si delimitarían una fosa infradiapofisial, como la que se observa en *Losillasaurus*.

La estructura ósea interna, visible debido a múltiples fracturas, presenta una estructura sólida, no cancelar. Este carácter, de nuevo, es considerado primitivo, y lo acerca a formas como *Losillasaurus* o *Cetiosaurus*.

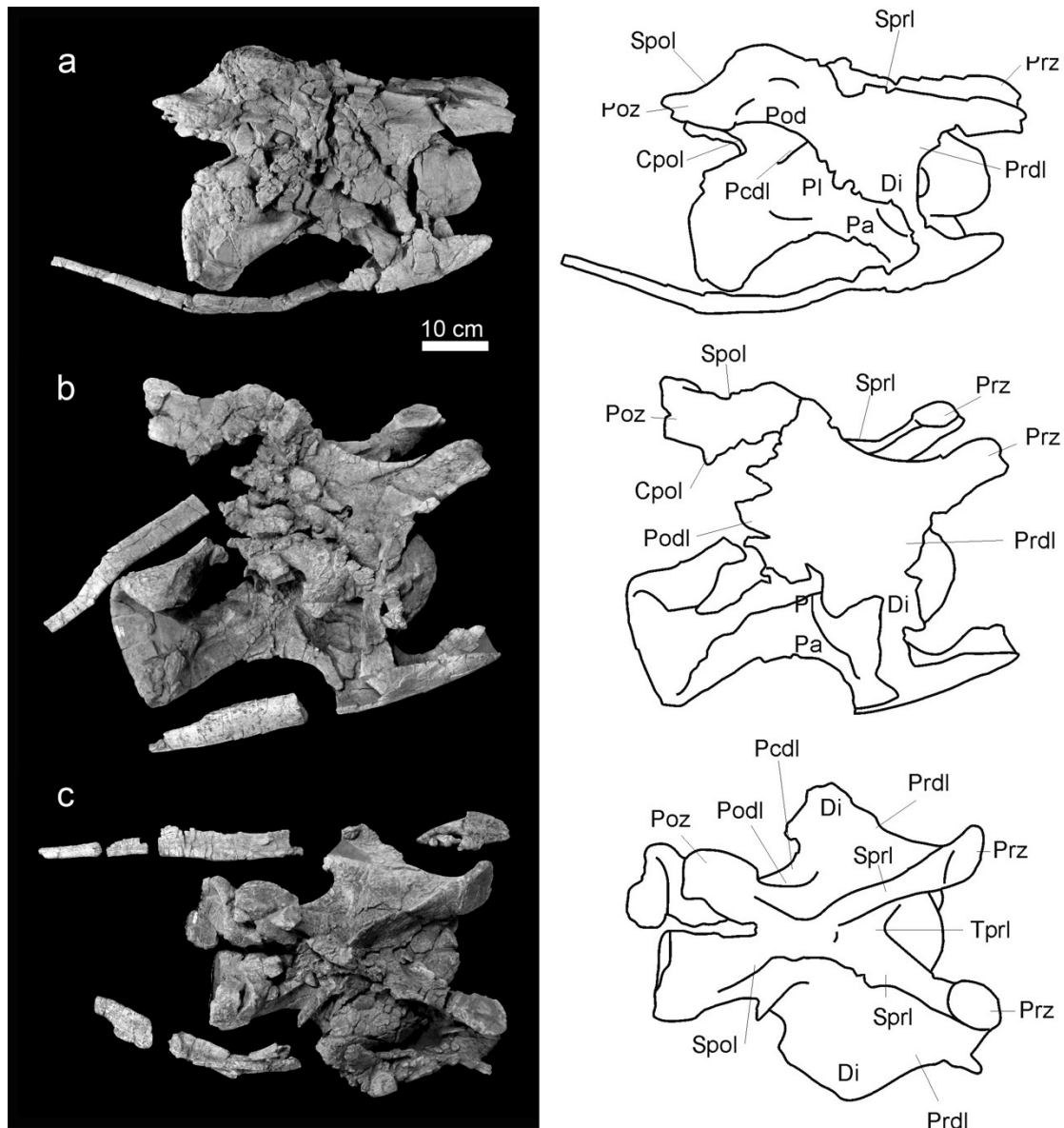


Figura 2.12. Tres de las vértebras cervicales de *Turiasaurus riodevensis*: CPT-1220 (a), CPT-1221 (b) y CPT-1222 (c) con una explicación de sus láminas a su derecha.

Las costillas cervicales presentan un área central ancha, justo donde parten el *capitulum* y *tuberculum*. Su superficie interna es cóncava, con una cresta dirigida medialmente, semejante a la que presentan los pleurocelos. Su extremo craneal es redondeado y espatulado, mientras que su extremo caudal tiende a alargarse y adelgazarse hasta, al menos, la región media de la vértebra posterior. A la altura del cótilo se produce el mayor estrechamiento de la costilla y, justo en este punto presentan un proceso espinoso, que se dirige caudalmente. Este proceso es autapomórfico de *Turiasaurus riodevensis*. No obstante, en este mismo punto algunos saurópodos muestran un borde, como es el caso de *Jobaria*.

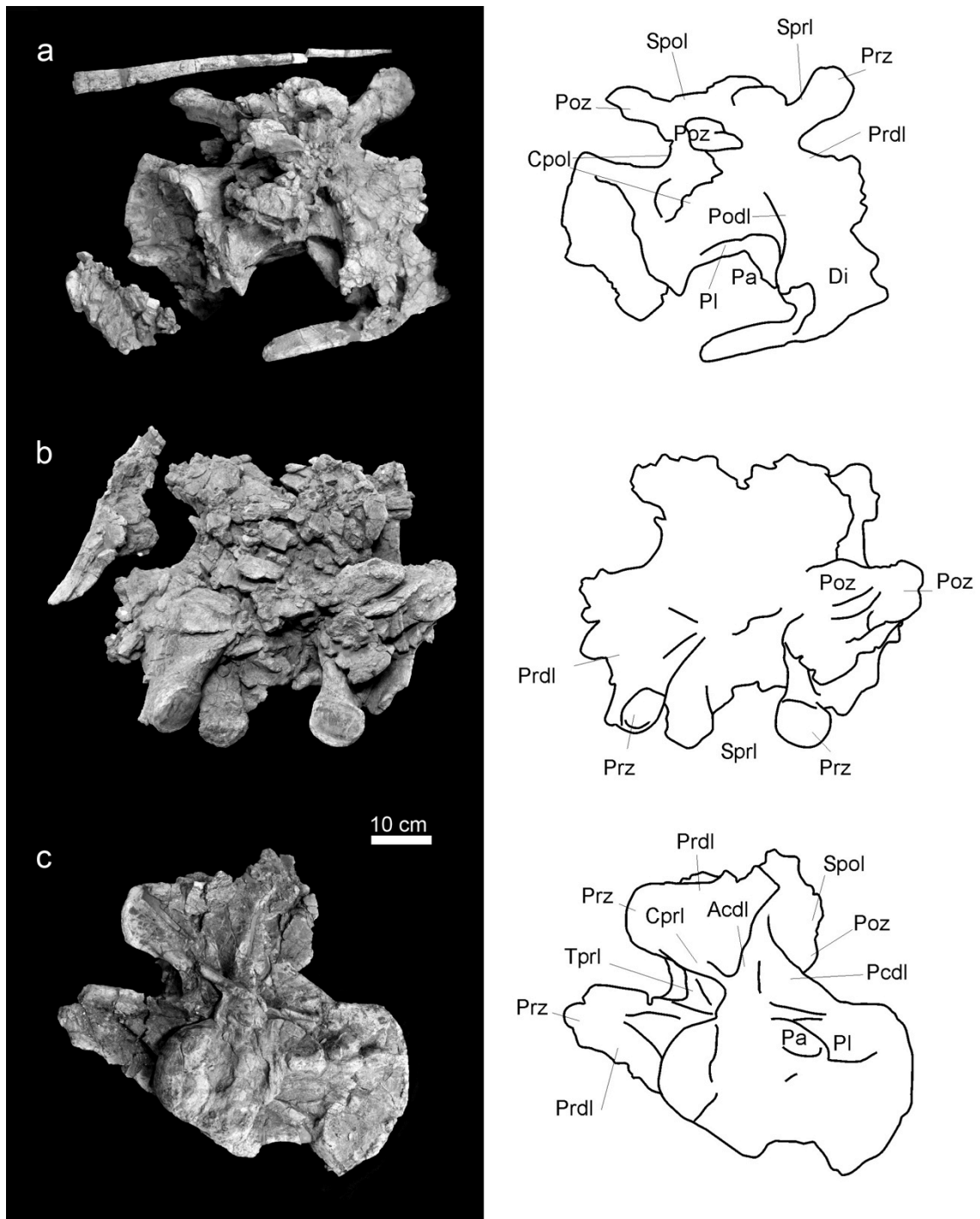


Figura 2.13. Tres de las vértebras cervicales de *Turiasaurus riodevensis*: CPT-1223 (a), CPT-1224 (b) y CPT-1225 (c) con una explicación de sus láminas a su derecha.

Las caras laterales del centro presentan grandes pleurocelos alargados en sentido anteroposterior, con la terminación anterior redondeada, e incluso plana, y la posterior de forma acuminada. El centro vertebral se encuentra excavado por los pleurocelos, de manera que las cámaras ocupan gran parte del mismo, dejando la parte media reducida a un septo. En algunas de ellas se observa una pequeña cresta en la zona interna, así como una pequeña lámina que discurre dorsoventralmente situada en la zona anterior-media. Esta cresta es fina y en ningún momento llega a dividir el pleurocelo.

En la cara interna de las costillas, justo en la intersección de *capitulum* y *tuberculum* se observa una lámina que separaría ambas fosas, craneal y caudal, que alojarían divertículos neumáticos costales. Así mismo, el patrón se repite en los pleurocelos, mostrando una lámina poco prominente, en la misma localización en la que en saurópodos más derivados aparece un septo separando cada uno de los pleurocelos divididos. Por lo tanto, aunque es probable que *Turiasaurus* tuviese un único divertículo, sus pleurocelos parecen poseer cierta tendencia a dividirse, no habiéndose completado. *Losillasaurus*, el saurópodo más cercanamente emparentado con él, y perteneciente a su mismo clado, muestra pleurocelos simples puesto que, aunque la conservación de las vértebras cervicales es deficiente, no parece haber signos de crestas, láminas o septos que dividan el pleurocelo. En la publicación original de *Turiasaurus riodevensis* (Royo-Torres *et al.*, 2006) se describían los pleurocelos cervicales como simples, mientras que una situación equivalente era tomada como división en el caso de las vértebras cervicales de *Galveosaurus* (Barco, 2009) (Figura 2.14.).

Se observan las marcas de las cápsulas articulares zigapofisiales en prezigapófisis y postzigapófisis como estriaciones concéntricas, así como fuertes rugosidades que corresponderían a marcas de las inserciones de los ligamentos zigapofisiales. Así mismo, también se observan las marcas equivalentes en las regiones de cóndilo y cótilo, correspondientes al complejo articular intervertebral.

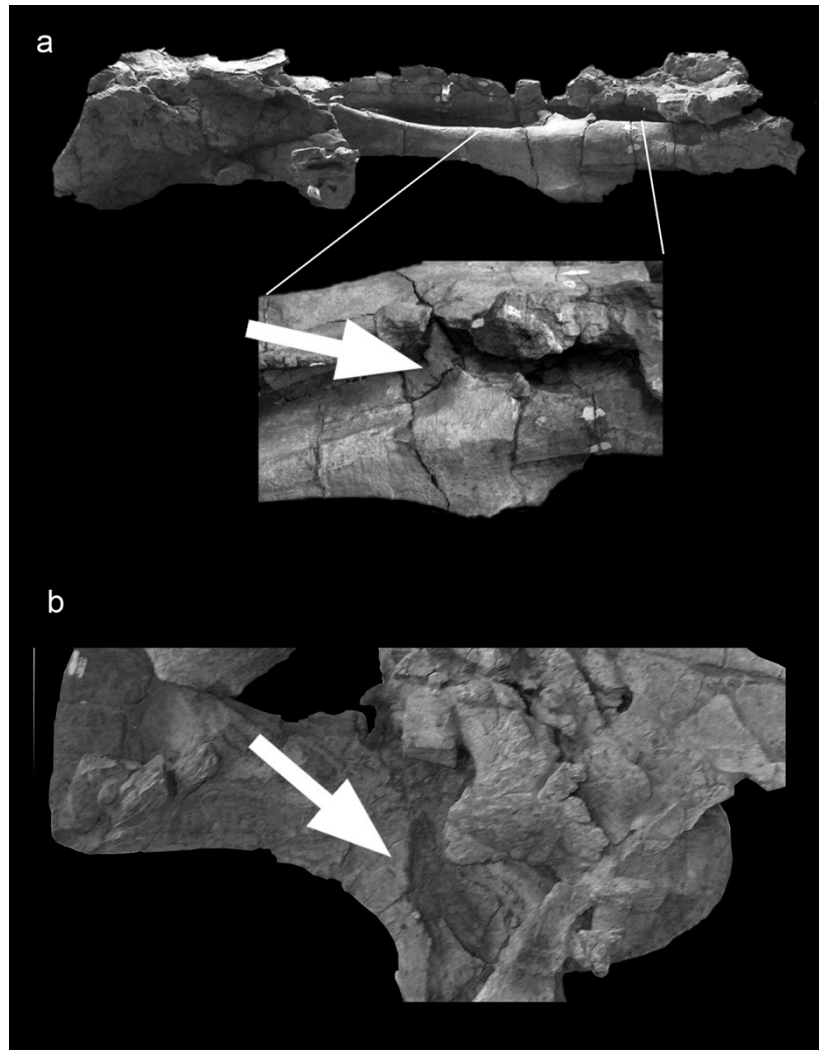


Figura 2.14. Comparación de los pleurocelos tomados como divididos *sensu* Barco (2009) (a) con la presencia de una simple cresta en CPT-1221 (b). Imagen superior modificada de Barco (2009).

Vértebras y costillas dorsales

En total se conservan cuatro vértebras dorsales anteriores-medias completas, cuatro centros dorsales posteriores y dos espinas neurales dorsales, probablemente posteriores. En cuanto a las costillas dorsales, se han recuperado ocho elementos, si bien cinco de ellas están incompletas. Al igual que las vértebras cervicales, son opistocélicas, si bien se observa que en los centros posteriores esta opistocelia deja de ser tan desarrollada y se tiende a caras articulares planas. La superficie ventral de los centros dorsales es convexa transversalmente. Los pleurocelos aparecen en la mitad dorsal del centro. Su contorno es redondeado y están muy desarrollados, dejando el centro reducido en su parte media a un

septo. No obstante, los pleurocelos son sencillos. Como mucho, aparece una cresta reducida semejante a la de las cervicales. Los centros dorsales más caudales son de contorno subcircular. La estructura ósea interna, visible debido a múltiples fracturas, presenta una estructura sólida, no compartimentada en tejido cancelar. Este carácter, de nuevo, es considerado primitivo, y lo acerca a formas como *Losillasaurus*. Las vértebras dorsales de *Turiasaurus* tienen prezigapófisis convexas y robustas, así como un hiposfeno convexo con contorno circular. Las dorsales son transversalmente más anchas que las de *Galveosaurus*. Los pleurocelos, así mismo, son más pequeños y no tan profundos. No poseen lámina postespinal, como si que presenta *Lourinhasaurus*. Así mismo, tampoco presenta una lámina robusta de unión entre el hiposfeno y la lámina centrodiapofisial posterior, ni láminas prespinal y postespinal, como si que presenta *Dinheirosaurus*.

Se observan fosas en los laterales del arco neural, justo debajo de la base del proceso transversal. Las neurapófisis muestran láminas espinopostzigapofisiales, pero no aparece una lámina prespinal ni postespinal. La lámina espinopostzigapofisial se bifurca, llegando hasta cada una de las postzigapófisis. Las espinas neurales dorsales son más anchas transversalmente que caudalmente, una sinapomorfía de Eusauropoda (Wilson, 2002), y terminan dorsalmente en un proceso triangular dirigido lateralmente. Las vértebras dorsales más anteriores (figura 2.15a) muestran la neurapófisis baja y dividida, mientras que la vértebra dorsal más posterior muestra una espina neural alta y simple (Figura 2.15b).

Los pleurocelos son profundos, pero ocupan menos superficie que, por ejemplo, los de *Diplodocus*. Los centros son relativamente cortos y anchos. Los arcos neurales no son muy altos, y comparativamente simples en su morfología. Presentan una lámina infradiapofisial, que divide la cavidad infradiapofisial en dos mitades, anterior y posterior. Las láminas centrodiapofisial anterior y posterior están muy desarrolladas, al menos en las dorsales posteriores. La articulación hiposfeno-hipantro parece ser fuerte. Las espinas neurales posteriores son simples y las anteriores divididas, por lo que asumimos una transición gradual craneocaudalmente.

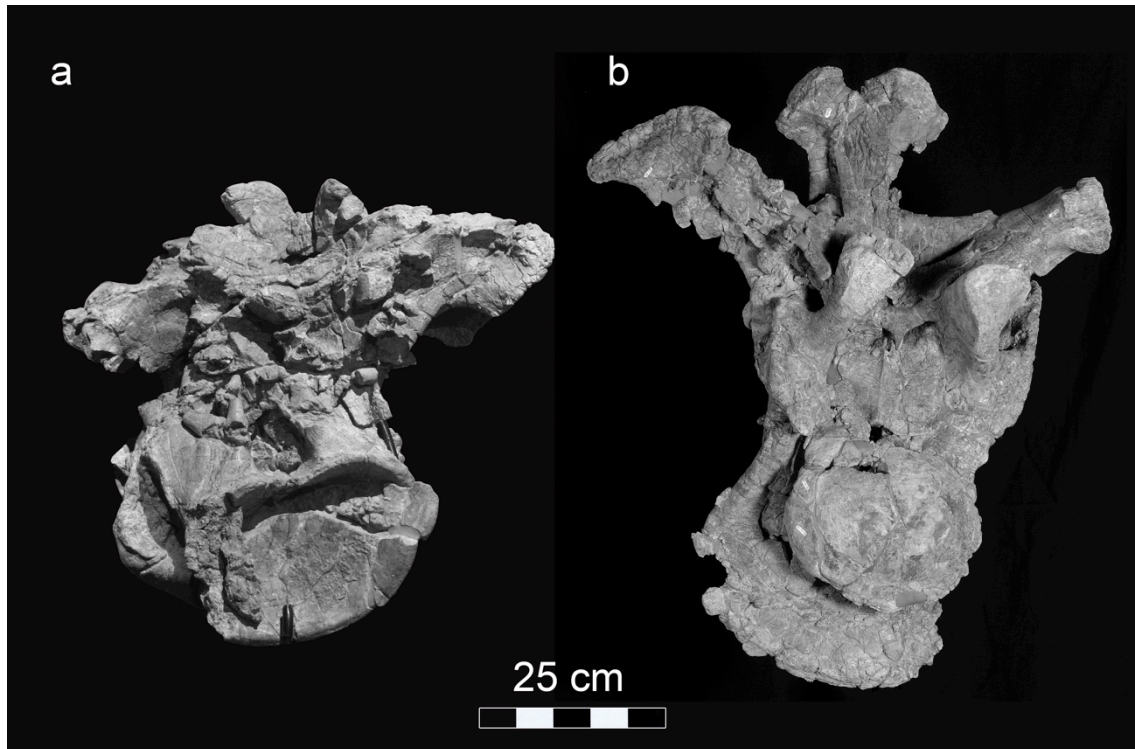


Figura 2.15. Vértabras dorsales de *Turiasaurus riodevensis*. Dos vértebras dorsales anteriores fusionadas (a) y una vértebra dorsal de posición más posterior (b).

2.5.2. *Losillasaurus giganteus*

SAUROPODOMORPHA HUENE, 1932

SAUROPODA MARSH, 1878

EUSAUROPODA UPCHURCH, 1995

TURIASAURIA ROYO-TORRES, COBOS & ALCALÁ, 2006

Losillasaurus giganteus CASANOVAS, SANTAFÉ & SANZ, 2001

Vértebras cervicales

En todos los casos destaca su muy marcada opistocelia. Como es habitual, la longitud de cada centro vertebral aumenta caudalmente a lo largo del cuello. La superficie articular anterior de los centros presenta una relación altura/anchura cercana o menor a la unidad. Las superficies de las caras laterales están marcadas por la presencia de anchos pleurocelos simples, sin septo divisorio. Esta característica se considera primitiva entre los saurópodos (Upchurch *et al.*, 2004) y los acerca a *Cetiosaurus*, a la vez que los aleja de otras formas como *Haplocanthosaurus*, *Diplodocus*, *Brachiosaurus*, *Barosaurus*, *Dicraeosaurus* o *Camarasaurus*. La cara ventral es ligeramente convexa lateralmente, con una suave quilla en sentido craneocaudal, carácter también considerado primitivo, presente en *Haplocanthosaurus*, *Cetiosaurus* y también en *Camarasaurus*.

Algunas de las vértebras cervicales conservan las parapófisis (especialmente Lo-1) (Figura 2.16a), con una superficie plana para el contacto del *capitulum* de las costillas cervicales. La superficie dorsal de la parapófisis, cuando se conserva, aparece como ligeramente cóncava, uniéndose al pleurocelo. Las diapófisis aparecen en el centro de las caras laterales de las vértebras, justo por encima del pleurocelo, suspendidas desde el arco neural y, en ocasiones, se intuye la superficie de contacto del *tuberculum* de las costillas, especialmente patente en Lo-2 (Figura 2.16b y c).

A pesar de no conservarse completos generalmente, los arcos neurales parecen ser notablemente más altos que el diámetro del centro vertebral, aunque las neurapófisis no parecen prolongarse hasta una longitud mayor que la del centro. Estas neurapófisis son sencillas, nunca bifurcadas. De nuevo, se trata de un carácter primitivo entre los saurópodos.

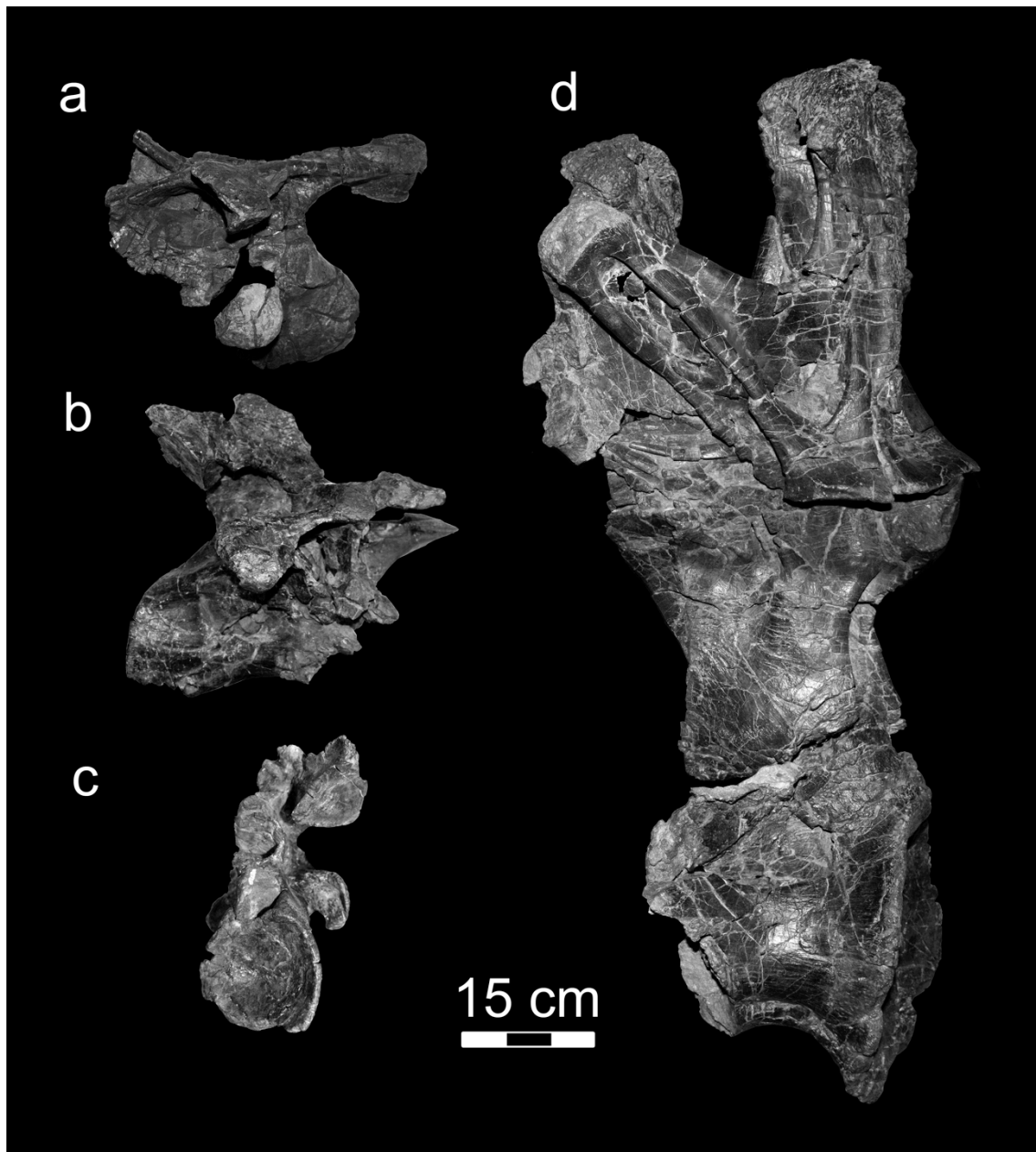


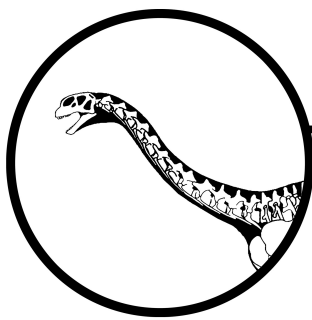
Figura 2.16. Vértabras de *Losillasaurus giganteus*. Vértebra cervical MCN Lo-1 en vista lateral (a); vértebra cervical MCN Lo-2 en vista lateral (b) y caudal (c); vértebra dorsal media-posterior MCN Lo-11 en vista lateral (d).

Vértabras dorsales

La superficie ventral de los centros dorsales es convexa transversalmente. Los pleurocelos, cuyo contorno es redondeado, están muy desarrollados, dejando el centro reducido en su parte media a un septo. No obstante, los pleurocelos son sencillos. Los centros dorsales más caudales son de contorno subcircular. Los arcos neurales son altos,

llegando a ser tan altos como largos son los centros, o mayores incluso (Figura 2.6d), y aparecen excavados en su cara craneal. La lámina centroparapofisial posterior o caudal se extiende a lo largo del arco neural en su superficie lateral. Los procesos transversos se dirigen dorsolateralmente, generalmente formando un ángulo de 45°.

Se observan pleurocelos en los laterales del arco neural, justo debajo de la base del proceso transversal. Las neurapófisis muestran láminas espinopostzigapofisiales, pero no aparece una lámina prespinal ni postespinal. La lámina espinopostzigapofisial se bifurca en su extremo ventral, llegando hasta las postzigapófisis. Las espinas neurales de las dorsales posteriores son más anchas transversalmente que craneocaudalmente. Sus extremos apicales presentan proyecciones laterales, de forma triangular. No obstante, en vista craneal, el contorno de las espinas neurales es rectangular, con lados paralelos. También se observa lámina espinodiapofisial. Las vértebras dorsales proyectan la espina neural dorsalmente o dorsocaudalmente, carácter de nuevo considerado primitivo.



3. Estudio del cuello y reconstrucción muscular

- 3.1. Introducción
- 3.2. Metodología de inferencia filogenética (EPB)
- 3.3. Musculatura craneomandibular
 - 3.3.1. Musculatura en el marco filogenético
 - 3.3.2. Reconstrucción muscular en *Turiasaurus*
- 3.4. Musculatura axial anterior
 - 3.4.1. Musculatura en el marco filogenético
 - 3.4.2. Reconstrucción tendinomuscular en *Turiasaurus*
- 3.5. Discusión

3.1. Introducción

En la Hipótesis General sobre Evolución del Gigantismo en Saurópodos los cuellos largos juegan un papel crucial (Figura 3.1). Según esta hipótesis, el cuello largo les proporcionó una mayor eficiencia en la ingesta de alimento que muchos otros herbívoros, pudiendo poner a su alcance más plantas que otros fitófagos. Una de las razones para poder desarrollar un cuello largo, a su vez, fue la posesión de cabezas relativamente pequeñas (en comparación con el tamaño corporal total). Y la cabeza pequeña era viable porque la comida no era procesada en la boca, ya que la masticación y procesado habrían limitado la tasa de ingesta de alimento (Sander *et al.*, 2010). La otra razón por la que fue viable el mantenimiento de un cuello largo es la posesión de un pulmón “aviano”, pero sobre este tema se hablará en el capítulo 4 extensamente.



Figura 3.1. Sobre el esquema de la Hipótesis de Evolución del Gigantismo en Saurópodos se ha resaltado el papel del cuello largo, justo en el centro, así como su relación con una cabeza pequeña. Sobre estas características versará este capítulo. Modificado de Sander *et al.* (2010).

Así pues, para estudiar desde un punto de vista funcional el cuello de *Turiasaurus*, debemos primero pasar por un estudio del cráneo. Aunque el cráneo recuperado está fragmentado, como ya se ha comentado en el capítulo 2, la parte mejor conservada

corresponde a la mitad posterior. Además, la superficie de los huesos posee una conservación excepcional, lo que permite la observación de marcas y puntos de inserción. El objetivo es caracterizar los principales músculos craneomandibulares, ya que estos, junto a la robustez o ligereza de los huesos del cráneo, son los responsables de la mayor parte de la masa de la cabeza, y con ella, del esfuerzo del cuello.

Como hipótesis de trabajo no se espera procesado alguno del alimento en *Turiasaurus*, por lo que sus puntos de inserción craneomandibular no deben ser especialmente fuertes. Sin embargo, estos no deben variar mucho de los observados en otros saurópodos con cráneo “macronariforme”.

Respecto al cuello, dada la morfología de sus vértebras, el sistema tendinomuscular axial de *Turiasaurus*, no debe variar mucho del reconstruido en otros saurópodos. Se espera una mayor semejanza con formas basales que con formas derivadas.

3.2. Metodología de inferencia filogenética (EPB)

La inferencia de las características de los tejidos blandos en saurópodos no es una tarea fácil, pues sus particularidades en el aparato locomotor fueron novedades que no se han mantenido en representantes actuales (Salgado *et al.*, 1997; Wilson & Sereno, 1998; Upchurch, 2004). Contrastan así, por ejemplo con los terópodos, cercanamente emparentados con las aves (Gatesy, 1990; Hutchinson, 2001a, 2001b; Carrano & Hutchinson, 2002; Hutchinson *et al.*, 2005). Por esta razón, las reconstrucciones, ya sean de musculatura, sistema de sacos aéreos o movilidad, necesitan de la integración de datos paleontológicos y neontológicos, así como de una metodología de inferencia adecuada que nos lleve a cometer los mínimos errores y a aplicar el mínimo grado de especulación (Bryant & Seymour, 1990; Witmer, 1995, 1997).

Para la reconstrucción de los tejidos blandos de saurópodos se usan términos topográficos, en el contexto del método del Extant Phylogenetic Bracket (EPB) (Bryant & Russell, 1992; Witmer, 1995, 1997). La posición filogenética de Sauropodomorpha dentro de Saurischia está firmemente respaldada (ver, por ejemplo, Gauthier, 1986; Sereno, 1999), lo cual capacita la aplicación del EPB para reconstruir dichos tejidos usando los grupos Crocodylia y Aves como grupos actuales que proveen el marco anatómico (Figura 3.2.).

Los músculos, tendones y cartílagos suelen dejar marcas en los huesos (también llamados "correlatos osteológicos" sensu Witmer, 1995). Si dichos correlatos osteológicos aparecen en los restos fósiles de los saurópodos, se pueden reconstruir estructuras semejantes. No obstante, no siempre los correlatos están presentes en los taxones fósiles, o incluso en los actuales, de modo que se generan incertidumbres que necesitan de una cuidadosa inferencia a partir de las características óseas del taxón fósil y de la información que nos facilitan los taxones actuales para poder reconstruir la anatomía de tejidos blandos de grupos extintos (Bryant & Russell, 1992; Witmer, 1995; Carrano & Hutchinson, 2002).

Para evaluar el nivel de confianza de cada reconstrucción basada en dicho marco filogenético o *extant bracketing*, Witmer (1995, 1997) introdujo tres niveles de inferencia de más fiable a más especulativo. Una inferencia de nivel I contempla la situación en la cual un

tejido blando homólogo está presente en ambos grupos actuales (Aves y Crocodylia en este caso, si bien también se ha consultado la anatomía de lepidosaurios y varánidos), y su correlato osteológico se observa tanto en estos grupos, como en el taxón fósil de interés (en este caso, dinosaurios saurópodos). Se trata del caso de mayor fiabilidad, en el cual existe la mayor evidencia de la presencia de esta estructura en el taxón fósil. No obstante, puede ocurrir que, pese a la presencia de la estructura en ambos grupos actuales, no haya una estructura ósea que usar como correlato. Esta variación convertiría a la reconstrucción en una inferencia de nivel I'.

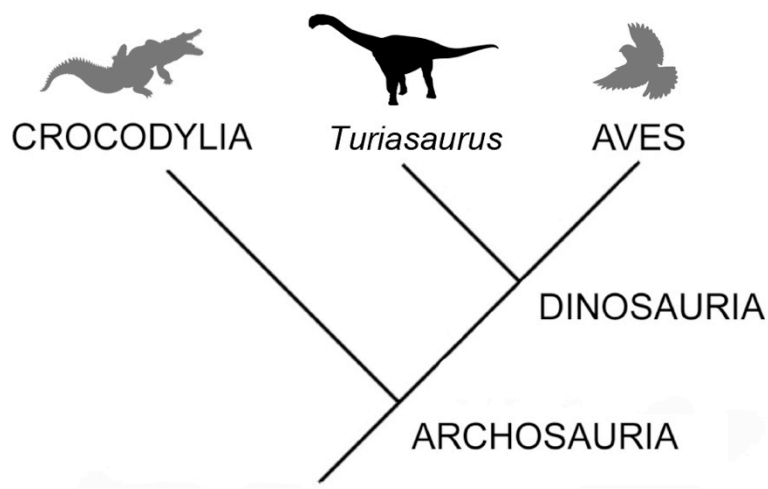


Figura 3.2. Marco filogenético o *extant bracketing* de *Turiasaurus riodevensis*. Como para cualquier dinosaurio no aviano, los dos márgenes o paréntesis en los que buscar la presencia de tejidos blandos son Crocodylia y Aves. En algunos casos, cuando la bibliografía en la musculatura craneal en Crocodylia era limitada, se han consultado también trabajos sobre la anatomía en lepidosaurios.

Una inferencia de nivel II es aquella en la cual tan sólo uno de los grupos actuales posee la estructura de tejido blando y su correlato correspondiente, y se reconstruye tal estructura por la presencia del correlato osteológico en el taxón fósil. A su vez, si sólo uno de los taxones actuales lo posee, y no existe un correlato osteológico claro, estaremos ante una inferencia de nivel II'.

Por último, una reconstrucción de un tejido blando es una inferencia de nivel III cuando la estructura reconstruida no está presente en ninguno de los grupos actuales, pero aun así los datos osteológicos del taxón fósil lo sugieren. Constituye, por lo tanto, la inferencia de menor fiabilidad. Estos niveles de inferencia se han aplicado a la presencia o ausencia de tejidos blandos, tales como grupos musculares, tendones, ligamentos y cartílagos articulares en *Turiasaurus* y otros saurópodos, a través de sus áreas de inserción en sus elementos esqueléticos.

3.3. Musculatura craneomandibular

En general, la musculatura asociada a la mandíbula en lepidosaurios y arcosaurios actuales se divide en músculos orbitotemporales, músculos palatales y músculos temporales (ver Holliday, 2009). Respecto a los músculos implicados en la unión del cráneo con las vértebras cervicales, se comentarán junto con la musculatura axial, ya que constituyen parte de la musculatura cervical epiaxial.

3.3.1. Musculatura en el marco filogenético

En los siguientes puntos se revisa el conocimiento actual de la musculatura asociada a la mandíbula de cocodrilos y aves (Figura 3.3), y las inferencias realizadas en dinosaurios no avianos hasta la fecha. En este caso se ha complementado con un grupo externo al EPB como son los lepidosaurios (Figura 3.4.). A cada músculo se le asigna un acrónimo junto a su nombre para facilitar las descripciones y comparaciones.

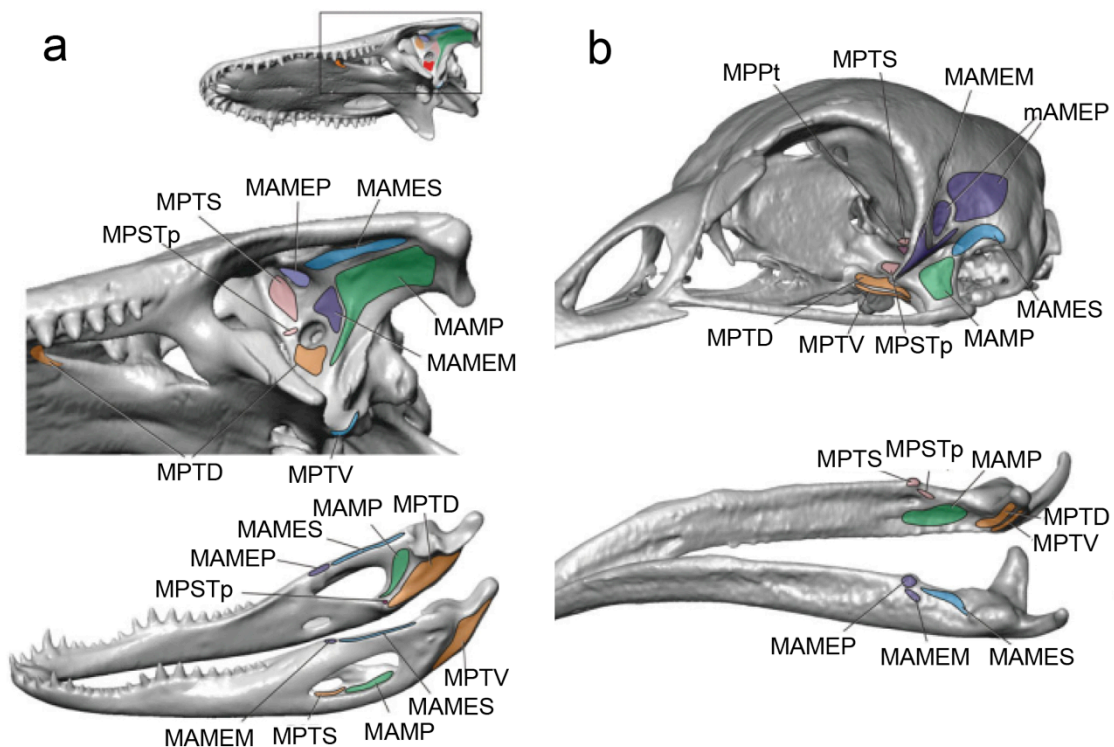


Figura 3.3. Principales áreas de inserción de la musculatura craneal en cocodrilos (a) y aves (b). Modificado de Holliday (2009).

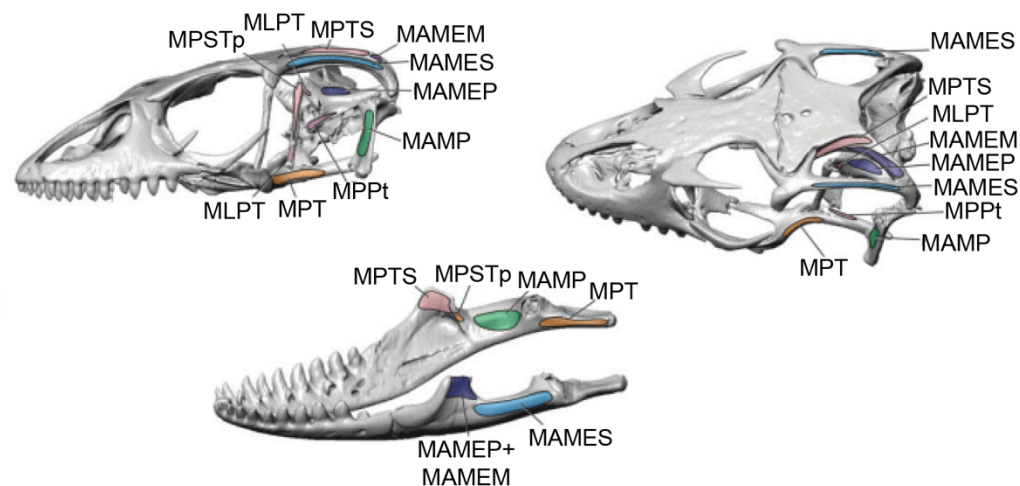


Figura 3.4. Principales áreas de inserción de la musculatura craneal en varánidos. Modificado de Holliday (2009).

Músculos palatales

***M. pterygoideus dorsalis* (MPTD):** El *m. pterygoideus* juega un importante papel durante la protracción de la mandíbula inferior (Gorniak *et al.*, 1982). Este músculo se origina a lo largo de las superficies dorsolaterales del pterigoides y palatino en lepidosaurios, cocodrilos y aves (Witmer, 1995, 1997). Su inserción mandibular tiene lugar en la superficie medial del articular y proceso retroarticular. El extremo anterior de las inserciones palatales puede ser difícil de diferenciar de las superficies dejadas por los pasajes nasales y senos paranasales en dinosaurios (Witmer, 1997). Sin embargo, estas estructuras, no se conservan habitualmente en taxones fósiles. Las inserciones mandibulares de MPTD están bien constatadas por la presencia de una excavación lisa a lo largo de la superficie medial del proceso retroarticular en dinosaurios. Tanto sus extremos craneal como mandibular son inferencias de nivel I.

***M. pterygoideus ventralis* (MPTV):** Se inserta a lo largo del borde caudoventral del pterigoides en cocodrilos y aves. Entre los cocodrilos, el músculo rodea el proceso retroarticular para insertarse en la superficie ventrolateral del proceso retroarticular y surangular. En aves la situación es similar: a menudo se inserta a lo largo del borde ventral del proceso retroarticular, y en ocasiones rodeándolo para insertarse en la superficie lateral de la mandíbula (Holliday, 2009). Todavía no se ha resuelto si los lepidosaurios muestran una masa ventral del *m. pterygoideus* (Holliday, 2009).

Entre los dinosaurios, la inserción de MPTV al borde ventral del paladar es una inferencia soportada filogenéticamente, aunque los correlatos claros en el pterigoide son raros. Por lo tanto, se trata de una inferencia de nivel I'. Las inserciones mandibulares de MPV están bien constatadas por una superficie lisa ligeramente cóncava en la superficie ventrolateral de la mandíbula, lo que la convierte en una inferencia de Nivel I. Al igual que la inserción en cocodrilos y aves, probablemente el músculo rodeaba al proceso retroarticular para insertarse en la superficie lateral de la mandíbula. Sin embargo, la extensión de la inserción muscular a lo largo de la mandíbula es difícil de determinar en la mayoría de taxones de dinosaurios (Holliday, 2009).

M. adductor mandibulae posterior (MAMP): *M. adductor mandibulae posterior* es el músculo más consistente filogenéticamente de toda la cámara adductora. En lepidosaurios se origina en el cuadrado (Haas, 1973; Wu, 2003; Holliday & Witmer, 2007). Cuando las mandíbulas están cerradas, las fibras se orientan de manera que son casi verticales (Haas, 1973; Wu, 2003) lo que lo convierte en un músculo importante en la mecánica alimentaria. En cocodrilos, deja una serie de crestas y fosas en la superficie lateral del cuadrado (Iordansky, 1973; Holliday & Witmer, 2007) marcando sus inserciones, mientras que en aves y lagartos los correlatos son raros, así como en dinosaurios. No obstante, datos del *extant bracketing* sugieren que este músculo también se insertaba al cuadrado en dinosaurios.

La inserción mandibular de MAMP tiene lugar en el cartílago de Meckel de la fosa media mandibular en lagartos, cocodrilos y aves, menos en anseriformes, donde se inserta en la superficie lateral de la mandíbula (Holliday, 2009). Todos los datos apuntan a que en dinosaurios no avianos también rellenó la fosa media mandibular, convirtiéndose en una inferencia de Nivel I (Holliday, 2009).

Músculos temporales

M. adductor mandibulae externus superficialis (MAMES): *M. adductor mandibulae externus* es un músculo importante usado para pegar bocados fuertes cuando las mandíbulas están casi cerradas, porque en este punto la mayoría de fibras se orientan perpendicularmente al eje mayor de las raíces dentales (Byerly, 1925; Gorniak *et al.*, 1982; Jones, 2008). MAME se subdivide en tres fracciones: *superficialis*, *medialis* y *profundus*.

En lepidosaurios, MAMES se inserta siempre en la barra temporal superior, pero sin dejar ningún correlato. En cocodrilos se inserta a lo largo de la superficie ventral del cuadradoyugal. Las aves pierden la barra temporal superior, de manera que el MAMES generalmente se inserta a través de la superficie lateral del escamoso y, cuando está presente, en la superficie ventral del proceso postorbital (p.e. *Anas*) (Holliday, 2009). En ratites (p.e. *Struthio*), MAMES está muy reducido y se inserta a lo largo de la *fascia* temporal y solo levemente al borde lateral del proceso postorbital. El músculo a menudo deja pequeñas crestas marcando sus inserciones en la superficie craneal de muchas aves (Holliday, 2009).

Como en los taxones actuales, en dinosaurios la barra temporal es el mejor indicador para la inserción del MAMES. Taxones con barras temporales superiores largas probablemente tuviesen músculos más anchos craneocaudalmente. A pesar de esta relación anatómica básica con el cráneo, el músculo no deja correlatos osteológicos claros (Holliday, 2009). La mayor preocupación de las reconstrucciones del origen del MAMES es que a pesar de la inserción probable del músculo a través de la superficie medial del escamoso y postorbital, básicamente todas las superficies mediales del postorbital, postfrontal, escamoso, yugal y cuadradoyugal son lisas por numerosos tejidos blandos, incluyendo estructuras periorbitales y divertículos neumáticos (Holliday, 2009).

La inserción mandibular en lepidosaurios tiene lugar en la superficie dorsolateral de la mandíbula, se inserta a lo largo de la superficie dorsolateral del surangular, caudalmente al proceso coronoide, ocasionalmente dejando una fosa o un leve borde óseo. En cocodrilos, el músculo ocupa la mayoría de la superficie dorsal del surangular, caudal al proceso coronoide, y deja un borde débil marcando su extensión lateral. La inserción mandibular varía entre las aves y generalmente se sitúa a lo largo de la superficie lateral de la mandíbula, entre la articulación mandibular caudalmente, la inserción de MAMEP rostralmente, y la inserción de MPV ventralmente (Holliday, 2009).

Al igual que en taxones actuales, en dinosaurios la superficie dorsolateral del surangular es el punto de inserción más probable, aunque no suele dejar ningún correlato claro, salvo una región lisa en el surangular. En saurópodos, el borde dorsal del surangular es normalmente liso y anguloso, sugiriendo una inserción mandibular muy delgada para MAMES. No hay claros correlatos osteológicos del músculo en la superficie lateral de la mandíbula en *Camarasaurus* o *Diplodocus*. Los terópodos no avianos tienen la inserción para MAMES más definida porque su surangular muestra un proceso prominente en su borde lateral, marcando la extensión lateral del músculo (Holliday, 2009).

***M. adductor mandibulae externus medialis (MAMEM)*:** MAMEM es el más problemático de los músculos temporales por diversos motivos. El músculo es grande y bien diferenciado en lepidosaurios, en los que se inserta a la superficie lateral de la gran aponeurosis temporal, la bodeaponeurosis (Haas, 1973). Sin embargo, su inserción a la mandíbula no está clara porque no es distinguible de las de *mm. pseudotemporalis superficialis* y *adductor mandibulae externus profundus*. En aves y cocodrilos, el músculo normalmente es indistinguible anatómicamente y topológicamente de MAMEP y MAMES (Holliday & Witmer, 2007).

Las reconstrucciones en dinosaurios son problemáticas, porque las interpretaciones de las inserciones de MAMEM dependen de dónde los músculos adyacentes insertan. Podría esperarse pues que MAMEM ocupara un lugar intermedio entre MAMEP y MAMES, como ocurre en taxones actuales.

***M. adductor mandibulae externus profundus (MAMEP)*:** Es la porción más profunda del grupo muscular MAME. En lepidosaurios, es relativamente pequeño y se inserta a la esquina caudomedial de la fosa dorsotemporal y una porción del proótico, a más profundidad que MPTS y MAMEM. Su inserción mandibular tiene lugar pasando lateralmente a la bodenaponeurosis hasta llegar al proceso coronoide. En cocodrilos, MAMEP es el único músculo que ocupa la fosa dorsotemporal, aunque los correlatos osteológicos temporales de crocodilomorfos basales muestran evidencias de tener múltiples músculos en la fosa (Holliday & Witmer, 2007). En esos cocodrilos, el músculo se inserta a la esquina caudomedial de la fosa dorsotemporal y entonces se inserta como un tendón a

una rugosidad característica en la superficie dorsal del surangular, rostral al MAMES. En ratites y anseriformes, el músculo se inserta al proceso postorbital; en galliformes y muchas otras aves, se inserta a la fosa temporal. Su inserción mandibular tiene lugar en el proceso coronoide en todas las aves (Holliday, 2009).

En dinosaurios, probablemente ocupara la mayoría de la porción caudomedial de la fosa dorsotemporal y seguramente se insertara a las crestas nucas en los taxones que las presentasen. Sin embargo, como ya se ha apuntado antes, su borde caudolateral, que habría sido compartido con MAMEM o MAMES, no está claro (Holliday, 2009). En la mayoría de taxones, no hay correlatos identificables mas que la fosa dorsotemporal en si misma que indica la extensión rostral del MAMEP. Las reconstrucciones craneales de MAMEP son inferencias de nivel I en su origen. La mayoría de dinosaurios no avianos también posee correlatos osteológicos mandibulares del músculo incluyendo los procesos coronoides en la mayoría de ornitíscuos y eminencias coronoides más pequeñas en terópodos. Por eso estas inserciones mandibulares son una inferencia de Nivel I en estos taxones. (Holliday, 2009) En aquellos taxones sin un proceso coronoide bien definido, se asume una inferencia de nivel I'.

M. pseudotemporalis superficialis (MPTS): Se trata del más profundo y anterior de los músculos temporales. En los lepidosaurios, se inserta a la superficie medial de la fosa dorsotemporal. En la mandíbula se inserta en la porción medial de la región coronoide (Evans *et al.*, 2001). Durante la evolución de los crocodiliformes, MPTS se ajustó desde una posición semejante a la lepidosauriana hacia la superficie caudal del laterosfenoide, de manera que en cocodrilos actuales no se inserta en la fosa dorsotemporal (Holliday & Witmer, 2007). Luego, el músculo se inserta en la porción rostral de la fosa medial mandibular, donde desarrolla un cartílago sesamoideo, el cartílago *transiliens*. En ratites, excepto en *Apteryx*, MPTS únicamente ocupa la fosa dorsotemporal y también se inserta en la fosa medial mandibular a través de un intertendón (Holliday & Witmer, 2007). En virtualmente todas las demás aves, este músculo está reducido en relación a otros músculos mandibulares y se inserta a lo largo del borde caudoventral del ensanchamiento del laterosfenoide en la región temporal y luego en la superficie medial de la región coronoide de la mandíbula (Holliday, 2009).

Las reconstrucciones de MPTS en dinosaurios son inferencias Nivel I o I'. A pesar de este fuerte soporte filogenético, la posición de MPTS es difícil de localizar en muchos dinosaurios. El marco filogenético apoya que MPTS probablemente se insertaría en la fosa dorsotemporal (Holliday & Witmer, 2007). Sin embargo, al igual que MAMEP, no deja normalmente correlatos osteológicos específicos más allá de la característica área lisa de la superficie rostrolateral de la fosa dorsotemporal. Algunos individuos pueden tener presente una pequeña cresta o borde en la fosa temporal que indique la separación entre MAMEP y MPTS (Holliday, 2009).

La inserción mandibular es más difícil de inferir. Los taxones del marco filogenético sugieren que el músculo probablemente se insertaba a la porción rostral de la fosa media mandibular en tireóforos, paquicefalosaurios y ceratopsios e iguanodontoideos basales (Holliday, 2009). En ceratopsios e iguanodontoideos derivados, no obstante, MPTS probablemente se insertaba a la superficie medial del proceso coronoides. Además, los procesos coronoides de estos taxones tienden a tener diferentes estriaciones, lo que sugiere la presencia de inserciones diferentes. En terópodos y saurópodos, que tienen una fosa medial mandibular grande y extendida rostralmente, muy semejante a la que se observa en cocodrilos y ratites, se infiere que MPTS se insertase en la porción rostral de la fosa, siendo una inferencia de Nivel I (Holliday, 2009).

3.3.2. Reconstrucción muscular en *Turiasaurus*

Músculos palatales

***M. pterygoideus dorsalis* (MPTD):** Los puntos de origen de *m. pterygoideus dorsalis* en cocodrilos y aves están situados en la superficie dorsolateral del pterigoide, y posiblemente en el palatino. Por otro lado, las inserciones mandibulares de MPTD están bien constatadas por la presencia común de una excavación lisa a lo largo de la superficie medial del proceso retroarticular del articular en dinosaurios. Tanto sus extremos craneal como mandibular son inferencias de nivel I' o I, bien constatados filogenéticamente (Holliday, 2009). En el caso de *Turiasaurus*, se conserva una pequeña parte del pterigoide, únicamente el proceso de contacto con el cuadrado y la articulación basal. Se conocen otros pterigoides mejor preservados, como el de *Giraffatitan brancai* (MB.R.2180.12), que pueden servir para completar las partes ausentes en *Turiasaurus*, ya que la morfología de ambos es semejante,

salvo por la articulación basal, más cerrada en *Turiasaurus*, como cabe esperar de un taxón más primitivo. En la superficie dorsolateral del pterigoide de *G. brancai* se sitúa un área lisa y ligeramente cóncava, donde pudo alojarse el origen de MPTD (Figura 3.5a). Desde este punto y el equivalente en *Turiasaurus*, partiría el MPTD hacia el proceso retroarticular de la mandíbula. Se ha recuperado la mitad posterior de la mandíbula izquierda de *Turiasaurus*, en la cual se observan el articular, angular y surangular. El proceso retroarticular, formado por los extremos posteriores del angular y surangular aparece dañado, pero parece haber sido relativamente corto (Royo-Torres & Upchurch, en prensa) y en este punto se insertaría este músculo (Figura 3.5b).

***M. pterygoideus ventralis* (MPTV):** Entre los dinosaurios los correlatos claros en huesos del paladar son raros. No obstante, parte del MPTV en cocodrilos y aves se inserta en el borde caudoventral del pterigoide. En *Turiasaurus*, parte de ese borde se ha conservado, en concreto el asociado a las articulaciones basales de los procesos basipterigoideos. En MB.R.2180.12 podemos observar las pequeñas rugosidades asociadas a este borde, desde donde partiría MPTV hacia la mandíbula inferior.

Las inserciones mandibulares de MPTV están mejor constatadas por una superficie lisa en la superficie ventrolateral de la mandíbula, convirtiéndola en una inferencia de Nivel I. Al igual que la inserción en cocodrilos y aves, probablemente el músculo rodeaba al proceso retroarticular para insertarse en la superficie lateral de la mandíbula (Figura 3.5b).

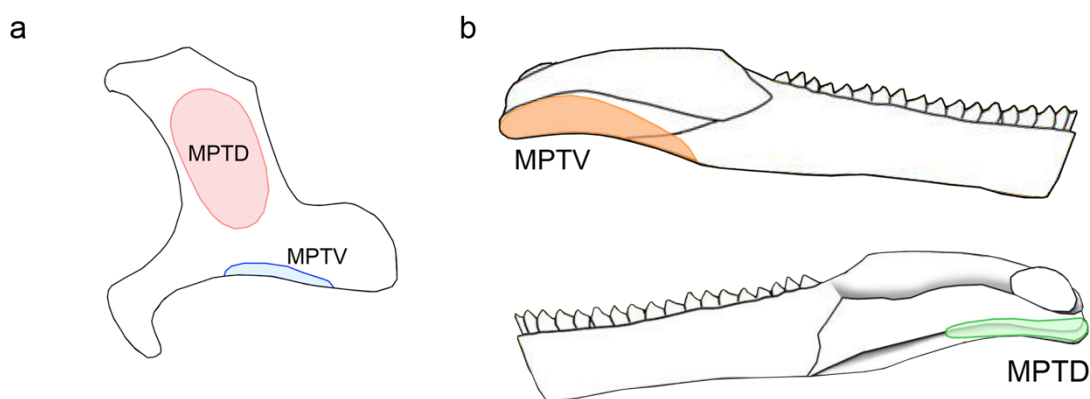


Figura 3.5. Esquema simplificado de los puntos de origen e inserción de los músculos palatales MPTD y MPTV: puntos de origen en el pterigoides (a) y puntos de inserción mandibular (b).

M. adductor mandibulae posterior (MAMP): Los datos del marco filogenético y grupos externos sugieren que este músculo también se insertaba al cuadrado en dinosaurios, en su superficie lateral. En *Turiasaurus* se ha conservado esta superficie en el cuadrado izquierdo, aunque no hay correlatos claros. MAMP partía desde esta superficie hacia la fosa mandibular medial, como ocurre en lagartos, cocodrilos y la mayoría de aves (Holliday, 2009), donde ocuparía la mitad caudal de la fosa (Figura 3.6).

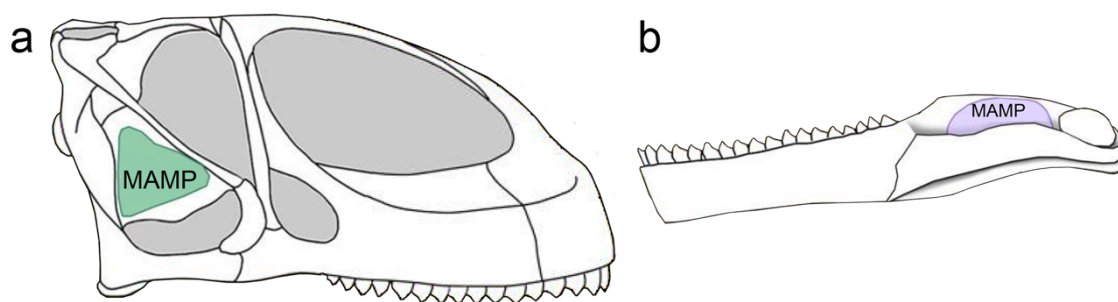


Figura 3.6. Esquema simplificado de los puntos de origen en la superficie lateral del cuadrado (a) e inserción en la fosa mandibular (b) del MAMP.

Músculos temporales

M. adductor mandibulae externus superficialis (MAMES): Probablemente la barra temporal es el mejor indicador para la inserción del MAMES., en concreto la superficie medial del escamoso y postorbital. Esta inferencia es puramente filogenética, ya que no deja correlatos estructurales visibles. En el caso de *Turiasaurus*, se han conservado el escamoso y el postorbital, si bien no intactos, con lo cual es difícil saber con exactitud el alcance de la barra temporal, y por lo tanto, si el origen de este músculo tendría una extensión mayor o menor. Desde la barra temporal, el MAMES partiría hacia la mandíbula, hasta el borde dorsal del surangular, que es normalmente liso y anguloso, sugiriendo una inserción mandibular muy delgada para este músculo (Holliday, 2009). El surangular está relativamente bien conservado en *Turiasaurus*, y muestra una serie de pequeñas rugosidades en su superficie dorsal, probablemente relacionadas con la inserción de MAMES y otros músculos relacionados (Figura 3.7).

M. adductor mandibulae externus medialis (MAMEM): Las interpretaciones de las inserciones de MAMEM dependen de dónde los músculos adyacentes insertan, los cuales dejarían correlatos más consistentes, en concreto MAMEP y MAMES. En cocodrilos y aves normalmente es indistinguible de MAMEP y MAMES. Como hemos visto, en la superficie dorsal del surangular de *Turiasaurus* se observa cierta rugosidad de inserción muscular. Por lo tanto, es probable que fuese también el punto de inserción de MAMEM a continuación (Figura 3.7).

M. adductor mandibulae externus profundus (MAMEP): Este músculo está también relacionado con la fenestra dorsotemporal. En dinosaurios, probablemente ocupara la mayoría de la porción caudomedial de la fosa dorsotemporal y seguramente se insertara a las crestas sagitales en los taxones que las presentasen, como muchos terópodos.

La fenestra dorsotemporal de *Turiasaurus* no está conservada en su totalidad, pero sabemos que era de gran tamaño, como sugiere el basicráneo conservado con el escamoso y el postorbital, así como un fragmento de frontal y parietal. Es de esperar, por lo tanto, que desde el borde caudomedial de esta fenestra, partiera el MAMEP hacia la mandíbula (Figura 3.7). Respecto a la extensión de este punto de origen, *Turiasaurus* no presenta una cresta sagital desarrollada, por lo que la extensión de este músculo no sería mayor que la propia superficie del borde de la fenestra.

En cuanto al punto de inserción mandibular, la mayoría de dinosaurios no avianos también posee un correlato osteológico, los procesos coronoides del surangular. En el mismo borde del surangular en el que situamos las inserciones de MAMES y MAMEM, situaríamos la inserción de mMAMEP a continuación, justo en el punto en que el borde forma el proceso coronoide (Figura 3.7).

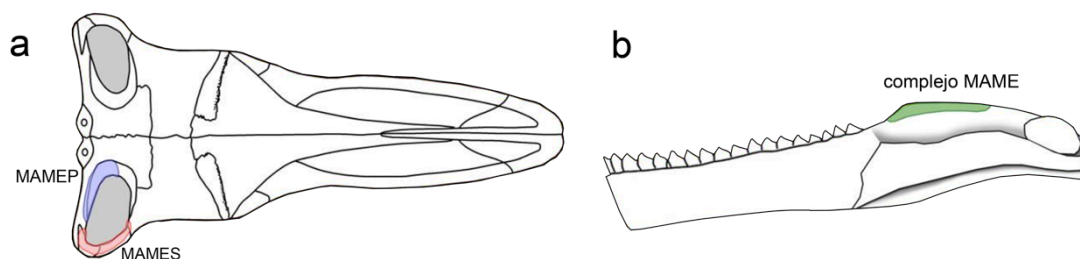


Figura 3.7. Esquema simplificado de los puntos de origen del complejo muscular MAME en la fenestra supratemporal (a) y su punto de inserción en el borde del surangular (b).

***M. pseudotemporalis superficialis* (MPTS):** Se trata del músculo restante de cuantos se insertan en origen en la fenestra supratemporal, al menos en la condición basal de cocodrilos, lepidosaurios y aves. MPTS no deja correlatos osteológicos claros más allá de una superficie lisa en la porción rostrolateral de la fenestra, de manera que se le suele reconstruir a continuación de MAMEP, ocupando la porción restante de la fenestra.

La inserción mandibular es más difícil de inferir. Los taxones actuales sugieren que el músculo probablemente se insertaba a la porción rostral de la fosa media mandibular. En terópodos y saurópodos, que tienen una fosa medial mandibular grande y extendida rostralmente, muy semejante a la que se observa en cocodrilos y ratites, se infiere al músculo insertarse en la porción rostral de la fosa, mientras que la porción caudal la ocupa MAMEP.

En definitiva, se pueden reconocer los correlatos estructurales de músculos temporales y palatales en los fragmentos craneales de *Turiasaurus*. Su posición es semejante a la reconstruida para *Diplodocus* por Holliday (2009), salvando las diferencias de estructura craneal. En dicho trabajo ya apunta a que estas inserciones son más débiles en el saurópodo que en otros grupos, Esto se correlaciona perfectamente con la ausencia de procesamiento del alimento, una de las bases del desarrollo de un cuello largo sensu Sander et al (2010) (Figura 3.1).

La discusión integrada de las características del cráneo y el cuello tiene lugar en el apartado 3.5 de este mismo capítulo.

3.4. Musculatura axial anterior

3.4.1. Musculatura en el marco filogenético

La articulación y unión de los diferentes huesos del esqueleto de los vertebrados se debe principalmente a un sistema de tendones, ligamentos y cartílagos. Si bien el uso del esqueleto apendicular ha sufrido muchas modificaciones a lo largo de la historia evolutiva de los tetrápodos, los cambios sufridos por el esqueleto axial han sido, en comparación, mucho menores. por lo tanto, es posible aproximarnos a este sistema de soporte en animales extintos mediante el estudio de los ligamentos, tendones y cartílagos en organismos actuales. A continuación se detallan los principales grupos de ligamentos, tendones y cartílagos articulares del esqueleto axial.

Ligamento supraespinal: En cocodrilos (Frey, 1988) y aves (Tsuihiji, 2004) aparecen áreas de inserción del ligamento supraespinal, o *ligamentum nuchae* de las aves, en la parte distal de la neurapófisis (Figura 3.8). El punto de partida de este ligamento en cocodrilos es una especie de cresta nuchal en el margen dorsal del supraoccipital (Frey, 1988). En Diplodocidae y *Dicraeosaurus* se ha observado una cresta semejante (Holland, 1924; Janensch, 1936; Berman & McIntosh 1978; Harris & Dodson, 2004; Harris 2006a) que probablemente sirvió de punto de anclaje occipital para el ligamento supraespinal (Schwarz *et al.*, 2007).

En los estudios de reconstrucción de los cuellos de Diplodocidae (Schwarz *et al.*, 2007) se ha observado que la altura de sus neurapófisis aumenta craneocaudalmente como en los cocodrilos actuales (Frey, 1988; Salisbury, 2001), mientras que en las aves la menor altura se sitúa en la región media y aumenta tanto craneal como caudalmente. Schwarz *et al.* (2007) reconstruyeron el ligamento en Diplodocidae, debido a esta semejanza, conectando las espinas neurales entre si como se aprecia en cocodrilos. En saurópodos en los que las espinas neurales se bifurcan, el ligamento supraespinal se divide en dos cordones, cada una de ellas conectando los ápices de cada línea de metapófisis. En ocasiones, la rugosidad apical de las metapófisis continua en su superficie medial, lo que indica que la inserción de este ligamento continuaría medialmente (Schwarz *et al.*, 2007).

Las rugosidades supraespinales continúan a lo largo de toda la columna vertebral, estando presentes en vértebras dorsales, sacras y caudales de cocodrilos y aves, si bien en las aves la región caudal está muy reducida. En ambos clados esta rugosidad sigue siendo el punto de inserción del *ligamentum supraspinale*. Este ligamento conecta las espinas neurales entre ellas y fundiéndose dorsalmente con el *ligamentum cingulatum*, uniéndose a lo largo de los márgenes mediales de los osteodermos paravertebrales en cocodrilos (Frey, 1988a).

Ligamento elástico: En todos los arcosaurios actuales se observa un sistema de ligamentos elásticos que deja sus rugosidades de inserción en los extremos craneal y caudal de la neurapófisis de toda la serie vertebral (Boas, 1929; Frey, 1988) (Figura 3.8). Este ligamento conecta las bases de las espinas neurales de vértebras adyacentes. De nuevo, la semejanza con las espinas neurales cervicales de los cocodrilos y su longitud a lo largo de la serie sugiere una situación semejante en los saurópodos (Schwarz *et al.*, 2007), con el ligamento recorriendo craneocaudalmente la serie, conectando las bases de las espinas neurales. En los saurópodos con espinas neurales divididas, aparece una protuberancia situada en medio de las metapófisis, que actuaría de modo semejante, como punto de inserción del ligamento elástico (Schwarz *et al.*, 2007).

Los cocodrilos y la mayoría de aves poseen lo que se llama un ligamento elástico interlaminar (Boas, 1929; Landolt & Zweers 1985; Frey, 1988; Tsuihiji, 2004), que conecta las bases de las espinas neurales de vértebras adyacentes. No obstante, en *Rhea* un segundo ligamento interespinal elástico entra en juego, partiendo de un cordón dorsal, se va dividiendo para insertarse en cada espina neural (Boas, 1929; Tsuihiji, 2004). Las rugosidades para este ligamento interespinal elástico en *Rhea* y las del ligamento elástico interlaminar en otras aves, como en *Sarcorhamphus* o *Casuaris* son semejantes (Schwarz *et al.*, 2007). En cocodrilos, la rugosidad para el ligamento elástico puede ser dividido, aunque el ligamento sea simple y no dividido. Schwarz *et al.* (2007) concluyen que en el caso de Diplodocidae y Dicraeosauridae, no es posible especificar qué tipo de ligamento elástico poseerían, si interespinal o interlaminar.

Las diferencias entre el aumento de altura de las espinas neurales cervicales en aves y en Diplodocidae y Dicraeosauridae, hace improbable que la configuración del ligamento elástico fuese como la de las aves. En contraste, las semejanzas en la espina neural y su aumento de altura entre cocodrilos (Frey, 1988; Salisbury, 2001) y estos saurópodos sugiere que el ligamento elástico fue más semejante al de cocodrilos, conectando craneocaudalmente las bases de las espinas neurales sucesivas.

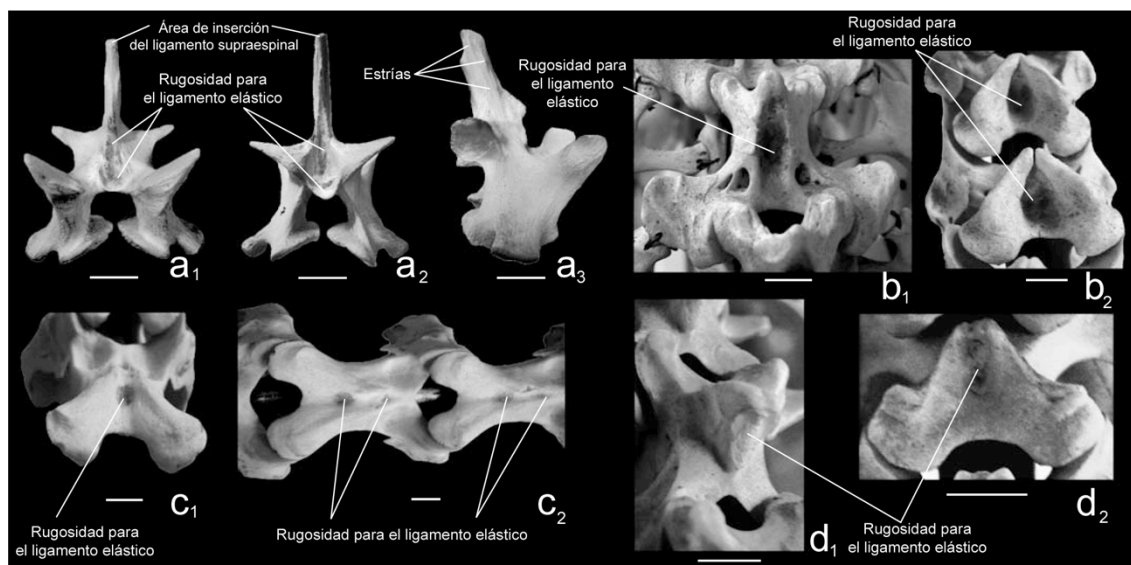


Figura 3.8. Vértices cervicales de cocodrilos y aves con un ejemplo de los puntos de inserción para el ligamento supraespal y ligamento elástico. Arco neural de vértebra cervical de *Crocodylus porosus* (a); arcos neurales de *Casuarinus casuarinus* (b); espina neural de *Rhea americana* (c); y espinas neurales de *Sarcophagus gryphus* (d). Modificado de Schwarz *et al.* (2007).

Septo interespal: En *Alligator* y probablemente el resto de cocodrilos actuales, aparecen dos crestas en los dos tercios ventrales de los márgenes espinales craneal y caudal. Estas crestas son las áreas de inserción para dos septos interespales, que encierran el ligamento elástico interlaminar (Frey, 1988; Schwarz *et al.*, 2007). Dorsalmente, estos septos interespales llegan hasta el ligamento supraespal. Schwarz *et al.* (2007) aplicaron esta configuración a las estructuras homólogas en Diplodocidae y Dicraeosauridae, infiriendo (nivel II) dos septos interespales, insertándose en las crestas laterales de los márgenes craneal y caudal de las espinas neurales. En el caso de las espinas neurales simples, los septos izquierdo y derecho alojarían el ligamento elástico, así como los divertículos neumáticos supraespales de las fosas postespales (Schwarz *et al.*, 2007). En el caso de

las espinas neurales bifurcadas, el septo interespinal adjunta los divertículos supravertebrales alrededor de los ligamentos elásticos y dorsalmente contactando con el ligamento supraespinal (Schwarz *et al.*, 2007).

De nuevo, una situación semejante se produce en las vértebras dorsales y caudales de cocodrilos; y en las vértebras dorsales de las aves. En algunos saurópodos son fácilmente observables las crestas, como en la serie caudal MB.R.2091 asignada a *Janenschia robusta*, mientras que en otros, como *Giraffatitan*, no son observables, y su reconstrucción constituye una inferencia de nivel II'.

Ligamento interarticular y cápsula articular zigapofisial: En las vértebras de cocodrilos y aves se observa una rugosidad anular rodeando las facetas articulares de las prezigapófisis y postzigapófisis. Esta rugosidad se explica con la presencia de una cápsula articular de tejido conjuntivo fibroso, que encierra una unión sinovial entre las zigapófisis (Schwarz *et al.*, 2007). Por otro lado, ambos grupos presentan en la cara ventral de la superficie lateral de las prezigapófisis una rugosidad que sirve de inserción para el ligamento interarticular, que parte de las prezigapófisis hacia el margen caudoventral de la postzigapófisis de la vértebra anterior, y se inserta en el margen lateral rugoso del arco neural. Además, los procesos accesorios anteriores y posteriores, asociados a las prezigapófisis en las vértebras cervicales, muestran una rugosidad muy desarrollada. Las fibras de los ligamentos interarticulares probablemente conectaban con las propias cápsulas articulares de las zigapófisis (Schwarz *et al.*, 2007).

Ligamentos intercostales: Tanto en aves como en cocodrilos se observan rugosidades en los extremos craneal y caudal de las costillas cervicales. Estas rugosidades serían las áreas de inserción del ligamento intercostal, entre costillas de vértebras cervicales adyacentes. No obstante, esta solución sencilla es únicamente aplicable a dinosaurios con costillas cervicales relativamente cortas, cuyos extremos posteriores de la costilla anterior entrasen en contacto con los extremos anteriores de la vértebra posterior sin demasiada superposición.

En diplodócidos y dicraeosáuridos, únicamente la parte más caudal del cuerpo costal se superpone ventrolateralmente al proceso craneal de la costilla siguiente en sentido caudal. La morfología de las propias costillas, la superposición ventrolateral de costillas consecutivas craneocaudalmente, y la presencia de un patrón de estriación en los extremos craneal y caudal de los cuerpos costales en Diplodocidae y Dicraeosauridae es más semejante a la situación que se da en las costillas de cocodrilos (Frey, 1988) que la de las aves. Esto indica la presencia de un ligamento intercostal conectando las costillas adyacentes, extendiéndose desde la superficie ventral y lateral del extremo caudal de cada costilla hasta la superficie ventral y lateral del extremo craneal de la costilla siguiente. En saurópodos en los que las costillas no se superponen, como en *Apatosaurus*, las fibras habrían servido de puente entre las costillas adyacentes.

Articulación intervertebral: En las vértebras de cocodrilos, tanto el cóndilo como el cótilo están rodeados de una serie de rugosidades finas que forman una serie de anillos concéntricos a su alrededor. Alrededor de estos anillos se observa un gran número de rugosidades o estrías. Esta superficie articular parece diferir de la que se observa en aves, según han apuntado Landolt & Zweers (1985), Baumel & Witmer (1993) o Schwarz *et al.* (2007). Además, en cocodrilos, así como en varanos (Goette, 1897; Salisbury & Frey, 2001), la unión intervertebral a través del cóndilo y cótilo no es perfecta, dejando un hueco. Esta situación se soluciona con una cápsula articular, que probablemente se insertaría en los centros vertebrales mediante un ligamento. Las estrías anulares representan el lugar donde la cápsula se insertaría. Esta cápsula probablemente se insertaba al centro vertebral adicionalmente mediante un ligamento de unión (Schwarz *et al.*, 2007). El hueco entre la cápsula del cótilo y la cápsula del cóndilo de la vértebra caudalmente posterior estaría lleno de líquido sinovial, manteniendo estos septos intercentrales bajo tensión. El mismo sistema de rugosidades anulares y perimetrales se observa en las series vertebrales de muchos taxones de dinosaurios, independientemente del tipo de articulación intervertebral. por lo tanto, es más que probable que las uniones entre las vértebras dorsales y caudales fuesen igualmente mediante una cápsula articular sinovial y ligamentos asociados.

Musculatura cervical

Músculos dorsales epiaxiales: En cocodrilos, el principal músculo dorsal epiaxial es el *m. transversospinalis cervicis I-III*, pobremente segmentado, y que se une a los laterales de la espina neural a través de fibras musculares (Frey, 1988). En aves actuales la espina neural es muy diferente a la de cocodrilos, pudiendo quedar reducida en la parte media del cuello a una discreta cresta. Su principal musculatura dorsal epiaxial consiste en el *m. longus colli dorsalis*, que se inserta lateral y laterodorsalmente a las vértebras cervicales mediante fibras musculares, y que presenta una mayor segmentación que en los cocodrilos.

La morfología de las espinas neurales de saurópodos son diferentes de ambos grupos, con lo cual resulta muy difícil reconstruir en detalle la configuración del grupo muscular dorsal epiaxial. No obstante, echando un vistazo a los laterales de la espina neural podemos extraer información al respecto de este músculo. En Diplodocidae y *Dicraeosaurus*, las rugosidades laterales a la espina neural sugieren la presencia de fibras de Sharpey, indicando que una parte dorsal del músculo epiaxial estaba insertada allí, insertándose de manera tendinosa en las rugosidades, mientras que en los septos interespinales tuvo que insertarse muscularmente (Schwarz *et al.*, 2007). Si esto fuese así, estaríamos ante un músculo dorsal epiaxial fuertemente segmentado, como el sugerido por Wedel & Sanders (2002). Este músculo probablemente partiría del supraoccipital, donde se observan en Diplodocidae y Dicraeosauridae dos depresiones a ambos lados de la cresta nual (Holland, 1924; Janensch, 1936; Berman & McIntosh, 1978; Harris & Dodson, 2004; Harris, 2006a). Schwarz *et al.* (2007) explican la pobre estriación de las espinas neurales de *Amargasaurus* como la presencia de un músculo dorsal epiaxial pobremente segmentado, sin inserciones tendinosas en las espinas neurales.

Músculos epiaxiales laterales: En las vértebras cervicales de Diplodocidae y Dicraeosauridae, el conjunto de epipófisis o tubérculos, rugosidades y crestas de los laterales del arco neural pone de manifiesto la presencia de la inserción de otro grupo muscular epiaxial lateral. Debido a su semejanza con las inserciones correspondientes en las vértebras cervicales de las aves actuales, es probable que este grupo muscular fuese más semejante a su homólogo aviano que a los de los cocodrilos (Wedel & Sanders, 2002; Schwarz *et al.*, 2007).

En Diplodocidae y Dicraosauridae, el cambio morfológico en la base de la cara lateral de las espinas neurales, desde una zona estriada, donde se insertan los músculos epiaxiales dorsales, a una zona ocupada por una fosa neumática, aproximadamente al nivel de las epipófisis postzigapofisiales, podría indicar la separación de los paquetes musculares epiaxiales dorsal y lateral por medio de un *border fascia* (Schwarz *et al.*, 2007). La masa muscular epiaxial lateral se extendería desde allí, adyacente a la dorsal. Si existiesen divertículos neumáticos dorsolaterales, y por ahora inferimos que es posible, el músculo epiaxial lateral los rodearía lateralmente (Schwarz *et al.*, 2007). Este músculo partiría cranealmente desde las superficies rugosas del exoccipital, lateralmente al forámen magnum. Desde allí, se extendería caudalmente, insertándose en las caras laterales de los arcos neurales y diapófisis. Su diámetro, por lo tanto, habría ido aumentando gradualmente en dirección caudal, debido a la expansión de las diapófisis cervicales y al propio aumento de tamaño de las cervicales (Schwarz *et al.*, 2007).

La presencia de todas estas estructuras (epipófisis, rugosidades y crestas en el lateral del arco neural, diapófisis y zigapófisis) en las vértebras cervicales de saurópodos, se corresponde con las vértebras cervicales de aves actuales (Landolt & Zweers, 1985; Tsuihiji, 2005), pero difieren significativamente de los arcos neurales de los cocodrilos. De acuerdo con Schwarz *et al.* (2007), el grupo muscular epiaxial lateral en Diplodocidae y Dicraosauridae sería, al igual que en aves actuales, un complejo sistema tendinomuscular altamente segmentado, con inserciones tendinosas y aponeuróticas, como fue sugerido por Wedel y Sanders (2002). No obstante, la ausencia de un complejo sistema de crestas lateralmente en las diapófisis (el área es rugosa principalmente) y un sistema menos complejo de crestas en Diplodocidae y Dicraosauridae indica que el modo de inserción de este sistema tendinomuscular no era idéntico del de las aves. Schwarz *et al.* (2007) proponen lo siguiente: las epipófisis postzigapofisiales y las protuberancias ventrales de las prezigapófisis probablemente fuesen las áreas de inserción de tendones. Así mismo, las crestas y rugosidades de la superficie lateral de los arcos neurales se explicarían como inserciones mineralizadas de un sistema de aponeurosis desde el cual emergerían las fibras musculares. Los flancos rugosos de las diapófisis parecen representar un área de inserción de una aponeurosis dirigida caudalmente, que con el margen distal de los flancos en la lámina postzigadiapofisial, formaría un sistema horizontal de aponeurosis dirigidas

caudolateralmente. Las partes profundas del músculo epiaxial lateral se insertarían muscularmente en las diapófisis, sin mediación de tendones.

Músculos laterocostales cervicales: Relacionados con las costillas aparecen los paquetes de musculatura laterocostal e hipoaxial. Se han descrito en Diplodocidae y Dicraosauridae cambios en la morfología de la superficie entre la diapófisis y el *tuberculum*, que se describen como un *border fascia*, o el punto de separación entre dos grupos o paquetes musculares, el epiaxial lateral y el laterocostal. Desde este límite, los paquetes musculares laterocostales se extenderían rodeando la costilla hasta su zona ventral, donde contactaría con la musculatura hipoaxial. La morfología, y delgadez del *tuberculum* en Diplodocidae y Dicraosauridae parecen ser semejantes a los de los cocodrilos (Frey, 1988), por lo que Schwarz *et al.* (2007) propusieron que la musculatura laterocostal sería semejante a la de cocodrilos y se podría segmentar como en éstos, con un miosepto por vértebra, insertado en la cara laterocaudal del *tuberculum*. Al menos, esta situación es más semejante que en el caso de las aves, en las cuales no hay diferenciación alguna entre las diapófisis y el proceso costal, apareciendo totalmente fusionados (Boas, 1929; Zusi & Storer, 1969; Landolt & Zweers, 1985).

El occipital de Diplodocidae y Dicraosauridae muestra una cresta que separa las mitades dorsal y ventral del proceso paroccipital (Holland, 1924; Janensch, 1936; Berman & McIntosh, 1978; Harris & Dodson, 2004; Harris, 2006a). Es probable que el músculo laterocostal cervical de estos saurópodos se origine como en los cocodrilos, partiendo de la mitad ventral del proceso paroccipital, lateralmente a cóndilo occipital. Desde aquí, el músculo se dirigía caudalmente, insertándose en las costillas cervicales y en las caras laterales de los cuerpos vertebrales de las vértebras cervicales.

Musculatura hipoaxial cervical: En cocodrilos actuales, este grupo muscular se inserta en las caras laterales de las hipapófisis, la cara ventral del centro vertebral y la cara medial de las costillas cervicales (Frey, 1988). En las aves, las hipapófisis y procesos carótidos sirven de puntos de anclaje para un complejo sistema de tendones de inserción de *m. longus colli ventralis* (Boas, 1929; Landolt & Zweers, 1985) que también se insertan en las rugosidades de la *spina processus costalis* (Schwarz *et al.*, 2007).

En saurópodos no se observan hipapófisis ni procesos carótidos en la superficie ventral de los centros. Así mismo, las costillas cervicales no poseen algo como la *spina processus costalis*.

3.3.2. Reconstrucción tendinomuscular en *Turiasaurus*

Ligamento supraespinal (*Ligamentum supraspinale*): En las vértebras cervicales recuperadas de *Turiasaurus*, las espinas neurales conservadas muestran fuertes áreas de inserción, con rugosidades muy desarrolladas, que indicarían un ligamento supraespinal a modo de cabo (Figura 3.9). El punto de partida de este ligamento podría ser una especie de cresta nuchal en el margen dorsal del supraoccipital (Schwarz *et al.*, 2007), que se ha descrito en otros saurópodos, así como en *Turiasaurus* (Royo-Torres & Upchurch, en prensa), que probablemente sirvió de punto de anclaje occipital para el ligamento supraespinal.

La altura de sus neurapófisis de las vértebras cervicales en *Turiasaurus* aumenta craneocaudalmente, como en los cocodrilos actuales (Frey, 1988; Salisbury, 2001) y en Diplodocidae (Schwarz *et al.*, 2007). Por lo tanto, se propone una solución semejante para *Turiasaurus*, que puede extrapolarse al resto de eusaurópodos. Según esta hipótesis, el ligamento supraespinal conectaría el ápice de cada espina neural con la siguiente. Conforme las espinas neurales empezasen a bifurcarse a lo largo de la serie cervical, el ligamento supraespinal se dividiría en dos, cada una de las partes conectando los ápices de cada línea de metapófisis. En ocasiones, la rugosidad apical de las metapófisis continua en su superficie medial, lo que indica que la inserción de este ligamento continuaría medialmente (Schwarz *et al.*, 2007).

Las rugosidades supraespinales continúan a lo largo de toda la columna vertebral, estando presentes también en vértebras dorsales, sacras y caudales. En todos los casos, esta rugosidad sigue siendo el punto de inserción del *ligamentum supraspinale*.

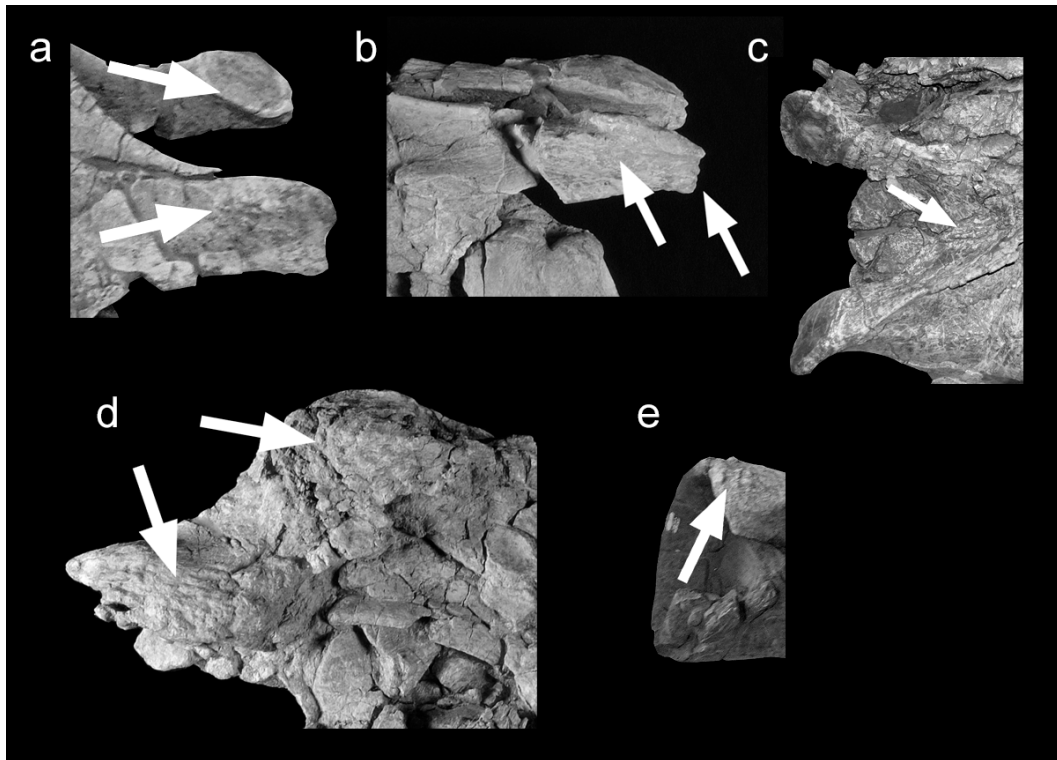


Figura 3.9. Algunas de las inserciones musculares visibles en las vértebras cervicales de *Turiasaurus*. Ligamento interarticular y cápsula articular zigapofisial en las przigapófisis (a y b); ligamento elástico (c); ligamento supraespinal y ligamento articular postzigapofisial (d) y ligamento de unión de la cápsula articular intervertebral.

Ligamento elástico (*Ligamentum elasticum*): Este ligamento conecta las bases de las espinas neurales de vértebras adyacentes y deja marcas de inserción muy características (Schwarz *et al.*, 2007). Las mismas áreas de inserción son identificables en las vértebras de *Turiasaurus*, como es el caso de las rugosidades mediales visibles en las fosas supravertebrales de CPT-1222 (Figura 3.9). Cuando a lo largo de la serie vertebral se pasa a espinas neurales divididas, aparece una protuberancia situada en medio de las metapófisis, que actuaría como punto de inserción del ligamento elástico (Schwarz *et al.*, 2007). No obstante, aunque las neurapófisis cervicales de *Turiasaurus* parecen tender a bifurcarse, no es posible saber si la división sería total en el extremo más caudal de la serie cervical. En las vértebras dorsales anteriores se observan espinas neurales bajas y divididas, semejantes a las de *Camarasaurus*, y se intuye la protuberancia equivalente.

En cuanto a la configuración del ligamento a lo largo de la columna vertebral, las diferencias entre el aumento de altura de las espinas neurales en *Turiasaurus*, hace improbable que la configuración del ligamento elástico fuese como la de las aves. En contraste, las semejanzas en la espina neural y su aumento de altura entre cocodrilos (Frey, 1988; Salisbury, 2001) y la mayoría de saurópodos sugiere que en este clado en general, y en *Turiasaurus* en concreto, el ligamento elástico fue más semejante al de cocodrilos, conectando craneocaudalmente las bases de las espinas neurales sucesivas. La anchura de las inserciones presentes en las espinas neurales de *Turiasaurus* marcaría la anchura dorsoventral de este ligamento.

Septo interespinal: Al igual que en Diplodocidae y Dicraosauridae (Schwarz *et al.*, 2007) se infieren dos septos interespinales, insertándose en las crestas laterales de los márgenes craneal y caudal de las espinas neurales. En el caso de las espinas neurales simples, como en probablemente las primeras cervicales más craneales, los septos izquierdo y derecho alojarían el ligamento elástico, así como los divertículos neumáticos supraespinales de las fosas postespinales (Schwarz *et al.*, 2007). En el caso de las espinas neurales bifurcadas, como las vértebras cervicales posteriores, el septo interespinal encierra los divertículos supravertebrales alrededor de los ligamentos elásticos y dorsalmente el ligamento supraespinal (Schwarz *et al.*, 2007).

Ligamento interarticular y cápsula articular zigapofisial: En *Turiasaurus* y en la mayoría de saurópodos y la mayoría de dinosaurios se observa una rugosidad anular rodeando las facetas articulares de las prezigapófisis y postzigapófisis (Figura 3.9). Esta rugosidad se explica con la presencia de una cápsula articular de tejido conjuntivo fibroso, que encierra una unión sinovial entre las zigapófisis (Schwarz *et al.*, 2007). Por otro lado, en la cara ventral de la superficie lateral de las prezigapófisis se observa una rugosidad que sirve de inserción para el ligamento interarticular, que parte de las prezigapófisis hacia el margen caudoventral de la postzigapófisis de la vértebra anterior, y se inserta en el margen

lateral rugoso del arco neural. Además, los procesos accesorios anteriores y posteriores, asociados a las prezigapófisis, muestran una rugosidad muy desarrollada. Esta característica aparece también en *Jobaria* y *Losillasaurus*. Las fibras de los ligamentos interarticulares probablemente conectaban con las propias capsulas articulares de las zigapófisis.

Ligamentos intercostales cervicales: En muchos saurópodos únicamente la parte más caudal del cuerpo costal se superpone ventrolateralmente al proceso craneal de la costilla siguiente en sentido caudal. La presencia de un patrón de estriación en los extremos craneal y caudal de los cuerpos costales indica la presencia de un ligamento intercostal conectando las costillas adyacentes, extendiéndose desde la superficie ventral y lateral del extremo caudal de cada costilla hasta la superficie ventral y lateral del extremo craneal de la costilla siguiente. En el caso de costillas cervicales con extremos posteriores muy largos, como es el caso de *Turiasaurus*, el ligamento podría unir los extremos posteriores con los anteriores de vértebras alternas. No obstante, la presencia de procesos espinosos a la altura del extremo anterior de la costilla siguiente en posición caudal (Figura 3.10), sugiere que un ligamento semejante podría unirse a esta proyección.

Si bien el proceso espinoso laterodorsal de las costillas es una característica única y autapomórfica de *Turiasaurus*, algunos saurópodos muestran un borde que podría ser homólogo en la misma posición. Tal es el caso de *Jobaria*, que posee costillas cervicales cuya rama posterior mantiene una anchura invariable hasta llegar a este punto, en el que la costilla se adelgaza considerablemente, y continua caudalmente con una anchura mucho menor.



Figura 3.10. Procesos espinosos laterodorsales en las costillas cervicales y punto de inserción del ligamento intercostal. Arriba, señalado en las costillas reales. Debajo, en una reconstrucción de dos vértebras cervicales en articulación.

Articulación intervertebral: las vértebras cervicales de *Turiasaurus* son claramente opistocélicas, con cóndilos craneales y cótilos caudales bien desarrollados. Tanto el cóndilo como el cótilo en los centros con fuerte articulación, como las caras anterior y posterior en los centros planos están rodeados de una serie de rugosidades finas que forman una serie de anillos concéntricos a su alrededor. Alrededor de estos anillos se observa un gran número de rugosidades o estrías (Figura 3.9). Estas inserciones son especialmente visibles en *Turiasaurus*, así como las rugosidades de su periferia. Esta condición destaca frente a

Losillasaurus, en el cual son muy débiles, aunque evidentes. En esta superficie articular se alojaría una cápsula articular, que probablemente se insertaría en los centros vertebrales mediante un ligamento. Las estrías anulares representan el lugar donde la propia cápsula se insertaría. Esta unión probablemente se reforzaba mediante un ligamento de unión (Schwarz *et al.*, 2007) que se insertaría en las rugosidades de la periferia. El hueco entre la cápsula del cótilo y la cápsula del cóndilo de la vértebra caudalmente posterior estaría lleno de líquido sinovial, manteniendo estos septos intercorporales bajo tensión.

Musculatura cervical

Músculos dorsales epiaxiales: La morfología de las espinas neurales cervicales de saurópodos es diferente de aves y cocodrilos, con lo cual resulta muy difícil reconstruir en detalle la configuración del grupo muscular dorsal epiaxial. En el caso de *Turiasaurus*, la rugosidad apical de la espina neural, en la que se insertaría el ligamento supraespinal, continua ligeramente en dirección lateral. No obstante, parece sugerir la presencia de un ligamento ancho. En el lateral de la espina neural, fuera del alcance del ligamento supraespinal, y justo antes de la fosa supradiapofisial, se insertaría la musculatura dorsal epiaxial. Esta superficie de la espina neural, sin embargo, no es especialmente rugosa. Por lo tanto, si la inferencia de la segmentación muscular aplicada a Diplodocidae y Dicraeosauridae (Schwarz *et al.*, 2007) es acertada, *Turiasaurus* (así como *Losillasaurus*) tendrían un músculo dorsal epiaxial poco segmentado.

Músculos epiaxiales laterales: El conjunto de epipófisis, protuberancias, rugosidades y crestas de los laterales del arco neural pone de manifiesto la presencia de la inserción de otro grupo muscular epiaxial lateral. Debido a su semejanza con las inserciones correspondientes en las vértebras cervicales de las aves actuales, es probable que este grupo muscular fuese más semejante a su homólogo aviano que a los de los cocodrilos (Landolt & Zweers, 1985; Tsuihiji, 2005). En *Turiasaurus*, las diapófisis muestran fuertes rugosidades, como también las epipófisis postzigapofisiales y las protuberancias ventrales de las

prezigapófisis. Estos datos concuerdan con lo propuesto para la musculatura epiaxial lateral de Diplodocidae y Dicraeosauridae por Schwarz et al (2007). Por lo tanto, es posible que en las vértebras cervicales de *Turiasaurus*, las rugosidades del arco neural, incluyendo la diapófisis, epipófisis y prezigapófisis, fuesen los puntos de anclaje de dicha musculatura epiaxial lateral.

Músculos laterocostales cervicales: Relacionados con las costillas cervicales aparecen los paquetes de musculatura laterocostal e hipaxial. Si bien en el caso de *Losillasaurus* no se conserva ni una sola costilla cervical completa, en el caso de *Turiasaurus* se conservan varias, tanto articuladas con las vértebras, como desarticuladas. En el occipital de *Turiasaurus* no se observa cresta alguna que sirva de inserción, pero el proceso paroccipital izquierdo muestra una línea longitudinal que pudo ser homóloga. Si fuese así, la superficie ventral de los procesos paroccipitales serviría de anclaje para la musculatura laterocostal cervical, que partiría desde aquí en dirección caudal, insertándose en las costillas cervicales.

En *Turiasaurus* no se puede llegar a observar cambios en la morfología de la superficie entre la diapófisis y el *tuberculum*, puesto que la diapófisis y *tuberculum* son el área peor conservada de las cervicales. Desde este límite, los paquetes musculares laterocostales se extenderían rodeando la costilla hasta su zona ventral, donde contactaría con la musculatura hipoxial. La morfología, y delgadez del *tuberculum* en saurópodos parecen ser más semejantes a las de los cocodrilos que a las de las aves, por lo que Schwarz et al. (2007) propusieron que la musculatura laterocostal sería semejante y se podría segmentar como en éstos, con un miosepto por vértebra, insertado en la cara laterocaudal del *tuberculum*, donde se observa un área especialmente rugosa en el caso de *Turiasaurus*.

Musculatura hipoxial cervical: En saurópodos no se observan hipapófisis ni procesos carótidos en la superficie ventral de los centros. Así mismo, las costillas cervicales no poseen algo como la *spina processus costalis*. En *Turiasaurus*, la cara ventral de los centros

vertebrales cervicales tan solo muestra una pequeña y suave cresta, pero no presenta rugosidades o estriación que pueda dar pistas acerca de inserción alguna. Por lo tanto, la presencia del músculo es más que probable, pero el modo de inserción y su segmentación permanecen por resolver, como en el resto de saurópodos.

3.5. Discusión

Implicación del cráneo en el desarrollo de un cuello largo: El cráneo de *Turiasaurus*, pese a estar incompleto, muestra características de cráneo “macronariforme”, siendo especialmente parecido a los eusaurópodos *Jobaria* o *Mamenchisaurus* (Royo-Torres & Upchurch, 2012). Dichos cráneos destacan por ser ligeros, formados por láminas y procesos, contribuyendo a que la cabeza fuese relativamente ligera.

No obstante, gran parte de la masa de la cabeza recae en su musculatura. En este estudio se han podido reconocer los correlatos estructurales de músculos temporales y palatales en los fragmentos craneales. Su posición es semejante a la reconstruida para neosaurópodos anteriormente (Holliday, 2009) (Figura 3.11.). Estas inserciones se caracterizan por ser débiles, especialmente en comparación con las inserciones de la musculatura axial cervical. Este bajo grado de desarrollo de la musculatura mandibular encaja con la ausencia de procesamiento del alimento, una de las bases del desarrollo de un cuello largo sensu Sander *et al.* (2010) (Figura 3.1).

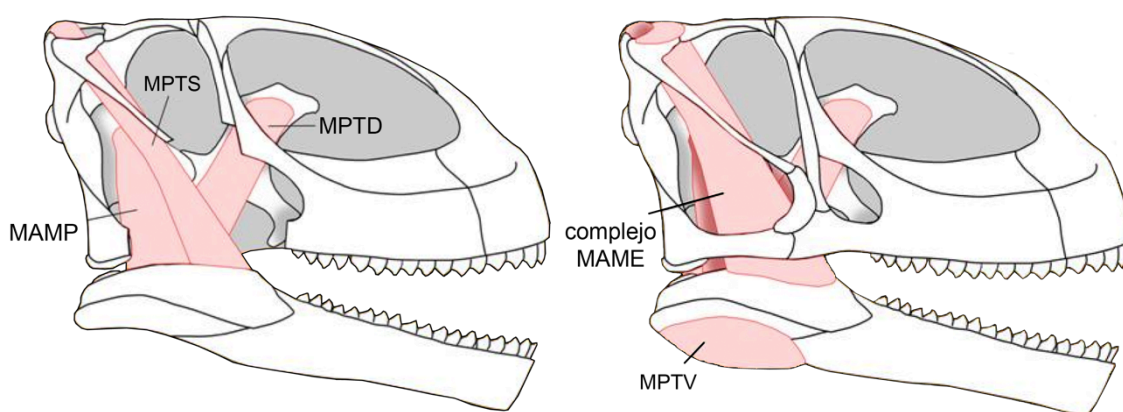


Figura 3.11. Reconstrucción de la principal musculatura craneomandibular en *Turiasaurus riodevensis*.

Se confirma así la hipótesis de trabajo en el estudio del cráneo, los puntos de inserción de la musculatura craneomandibular se asemejan a las del resto de saurópodos, debido a la ausencia de procesamiento del alimento en la cavidad bucal. Así mismo, el cráneo dista mucho de ser macizo. Todas estas características ayudan al desarrollo de un cuello largo, reduciendo el esfuerzo del mismo (Sander *et al.*, 2010).

Implicación del sistema tendinomuscular axial: El complejo tendinomuscular del cuello de *Turiasaurus* muestra una estructura muy sencilla, correlacionable con la ya descrita para otros saurópodos (Schwarz *et al.*, 2007). Cabe destacar en este caso el enorme desarrollo de las inserciones de tendones y ligamentos (Figura 3.12.). Como se observa en las vértebras cervicales (Figura 3.9), las rugosidades para los ligamentos interarticulares, aquellos encargados de reforzar la unión de las vértebras en las zigapófisis y uniones de los centros vertebrales, aparecen muy marcados. Esto sugiere que la mayor parte de trabajo de sujeción del cuello recaería en este sistema de tendones. Las fracturas en las vértebras, así mismo, dejan ver el interior del arco neural y del centro vertebral, y no muestran evidencia alguna de tejido cancelar o cámaras internas. Si bien existen fosas neumáticas, el interior de estas vértebras es totalmente macizo. Esta característica es basal, y sugiere que el sistema neumático no estaría tan desarrollado como en neosaurópodos (ver capítulo 4). Por esta razón, *Turiasaurus* necesitaría de un sistema tendinomuscular muy desarrollado para la sujeción del cuello.

En el caso de su pariente *Losillasaurus*, la sujeción debió de ser muy semejante, con dos salvedades (Figura 3.12.). Por un lado, todas sus vértebras cervicales muestran neurapófisis simples, por lo cual el ligamento supraespinal no se dividía a lo largo de la serie. Por otro lado, las inserciones aparecen mucho menos marcadas. Sin embargo, dado que el único ejemplar de *Losillasaurus* ha sido considerado un subadulto (Casanovas *et al.*, 2001) y dado que las inserciones musculares varían ontogenéticamente, desarrollándose más al crecer (Holliday, 2009), es posible que un adulto de *Losillasaurus* presentase un mayor desarrollo del sistema tendinomuscular, dado que su sistema neumático es muy semejante al de *Turiasaurus* (ver capítulo 4).

Una característica que probablemente ayudaba a la sujeción del cuello era la posesión de procesos espinosos en las costillas cervicales. Dado que estos procesos pudieron ser el punto de inserción del ligamento intercostal, es probable que estos procesos mejoraran la sujeción del cuello. Otra opción es que estos procesos se articularan con la rama craneal de la sotilla cervical adyacente en sentido caudal. No obstante, si bien

este refuerzo contribuiría sobremanera al soporte del cuello, también restringiría los movimientos laterales y rotativos del cuello. Además, las marcas de inserción del proceso y del extremo anterior de las costillas se asemeja más a las rugosidades dejadas por simples ligamentos, y no a cápsulas articulares. Por lo tanto, lo más probable es que actuase como punto de inserción del ligamento, que aportaría soporte pero no restringiría los movimientos del cuello.

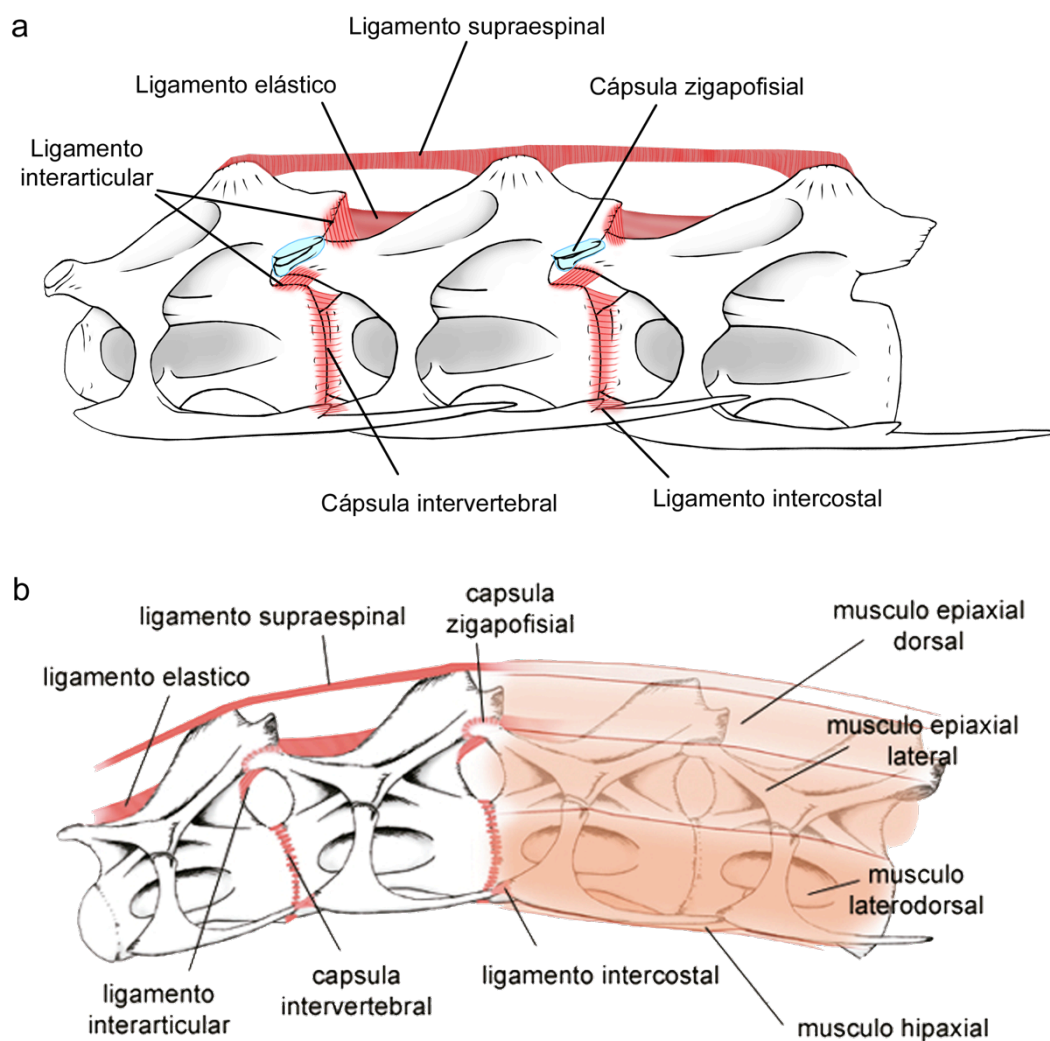
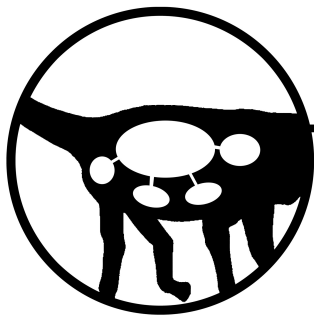


Figura 3.12. Reconstrucción del sistema tendinomuscular en Turiasauria. Principales tendones, ligamentos y cápsulas articulares en la serie cervical de *Turiasaurus* (a); complejo tendinomuscular completo en *Losillasaurus* (b). La posición de los grupos musculares es equivalente en ambos taxones, y homóloga a la reconstruida en otros saurópodos.

Así pues, en este estudio se han abordado dos de los objetivos de la presente tesis doctoral. Por un lado, la descripción de las marcas e inserciones musculares en el esqueleto axial anterior del saurópodo, y en segundo lugar, el estudio funcional de sus restos craneales. En cuanto a las hipótesis de trabajo y los resultados de su contrastación, se enumeran a continuación:

- **Hipótesis de trabajo:** El sistema tendinomuscular axial de *Turiasaurus* no debe variar mucho del reconstruido en otros saurópodos. Se espera una mayor semejanza con formas basales que con formas derivadas.
- **Resultados:** El sistema tendinomuscular de *Turiasaurus* no varía respecto al reconstruido para otros dinosaurios saurópodos. A destacar el gran desarrollo de sus inserciones.
- **Hipótesis de trabajo:** No se espera procesado del alimento en *Turiasaurus*, por lo que sus puntos de inserción craneomandibular no deben ser especialmente fuertes. Sin embargo, estos no deben variar mucho de los observados en otros saurópodos con cráneo “macronariforme”.
- **Resultados:** En este estudio se han podido reconocer los correlatos estructurales de músculos temporales y palatales en los fragmentos craneales. Su posición es semejante a la reconstruida para neosaurópodos anteriormente (Holliday, 2009). Estas inserciones se caracterizan por ser débiles, especialmente en comparación con las inserciones de la musculatura axial cervical. Este bajo grado de desarrollo de la musculatura mandibular encaja con la ausencia de procesado del alimento, una de las bases del desarrollo de un cuello largo sensu Sander *et al.* (2010).



4. Neumaticidad postcraneal

- 4.1. Introducción
- 4.2. Antecedentes
- 4.3. Correlatos osteológicos de neumaticidad postcraneal
- 4.4. Estructuras neumáticas en Turiasauria
- 4.5. El lugar de Turiasauria en la evolución de la neumaticidad
- 4.6. Discusión

4.1. Introducción

Un sistema de huesos neumáticos está formado mayoritariamente por vértebras, con cavidades rellenas de aire en conexión con el sistema respiratorio. Dependiendo del grado de neumatización del animal, otros huesos pueden llegar a pasar por este proceso, como las costillas. Este sistema neumático que atraviesa los huesos está formado por divertículos y bolsas de epitelio, que tapizan el interior de estos huesos.

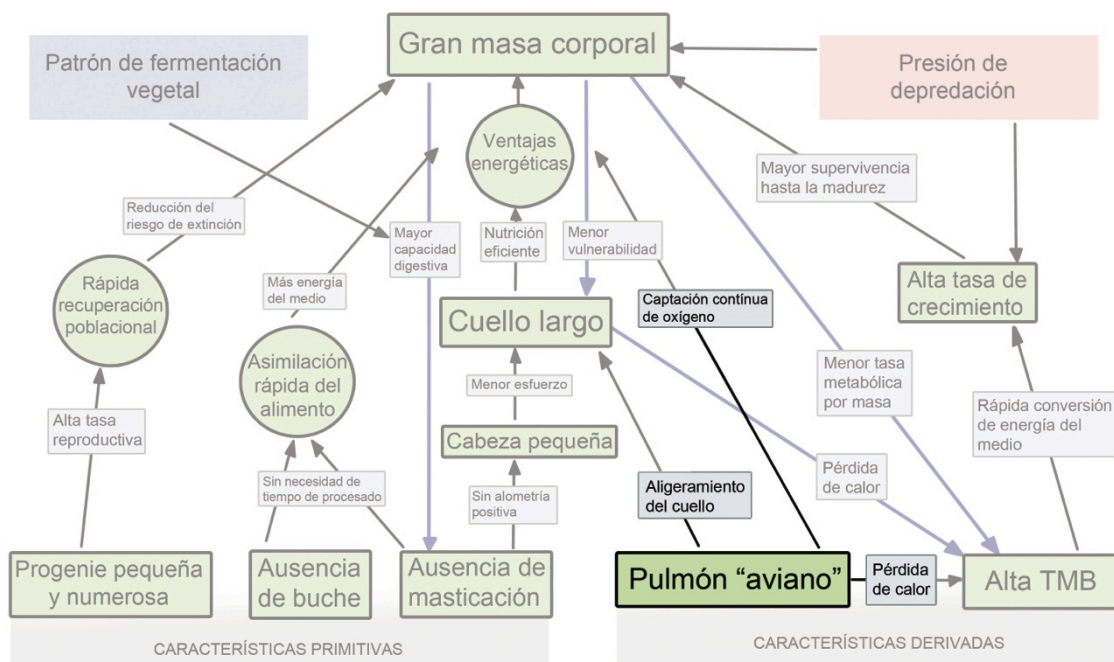


Figura 4.1. Sobre el esquema de la Hipótesis de Evolución del Gigantismo en Saurópodos se ha resaltado el papel del pulmón “aviano”, responsable de la neumaticidad postcraneal, implicado en la posesión de un cuello largo y en las ventajas energéticas de cara al aumento de tamaño. Modificado de Sander *et al.* (2010).

La neumaticidad craneal se encuentra en mamíferos y arcosaurios, y se forma a partir de las vías nasales o espacios rellenos de aire del oído medio. La neumaticidad postcraneal se forma a partir de otras partes del sistema respiratorio, los divertículos de las vías superiores y la tráquea (Wedel, 2003). Estos aparecen también en varios grupos de tetrápodos, como es el caso de los sacos vocales de los anuros, pero no neumatizan hueso alguno. Entre los animales actuales, solo las aves muestran neumatización en el esqueleto postcraneal.

En los dinosaurios saurópodos, la posesión de un sistema neumático fue clave para la evolución del gigantismo en este grupo. Esta neumaticidad de su esqueleto axial fue posible por la evolución de un sistema respiratorio de estilo aviano, cuyo origen está en la base de Saurischia (Perry, 2001; Wedel, 2003a, b, 2005, 2009; O'Connor & Claessens, 2005; Schwarz & Fritsch, 2006; Schwarz *et al.*, 2007a; O'Connor, 2009). Este tipo de sistema respiratorio, además, reduce el coste de la respiración, la gravedad específica y el exceso de calor corporal. Por ello la neumaticidad ocupa un lugar tan importante en la Hipótesis de Evolución del Gigantismo en Saurópodos (Sander *et al.*, 2010) (Figura 4.1.).

Se ha sugerido un posible papel biomecánico en el esqueleto axial (Akersten & Trost, 2000, 2001, 2004). Schwarz *et al.* (2007) y Schwarz-Wings & Frey (2008) propusieron que los sacos aéreos, presurizados, habrían aumentado la robustez de sus cuellos, ayudando a mantenerse horizontales al suelo. No obstante, estas soluciones son poco parsimoniosas, ya que necesitarían de estructuras que no existen en vertebrados actuales y para las cuales no hay evidencia alguna, como un sistema de válvulas entre divertículos neumáticos (Taylor *et al.*, 2009). Lo más aceptado es que su función principal haya sido la de reducir la densidad del esqueleto (Britt, 1993, 1997; Wedel, 2003a, 2003b, 2004, 2005; O'Connor, 2006).

Dada la condición primitiva de neumatización cervical en Saurischia, y a la luz de la gran diversidad de neumatización en neosaurópodos, es de esperar una cierta neumatización en el clado Turiasauria. Para la búsqueda y descripción de cámaras neumáticas, se ha procedido inicialmente a través de la comparación de su morfología externa con la de las vértebras de las aves actuales, terópodos no avianos y saurópodos. Las vértebras fragmentadas de *Turiasaurus* y *Losillasaurus*, además, permitieron visualizar su interior sin uso de técnicas intrusivas, destructivas o no.

Como hipótesis de trabajo, se parte del supuesto de que *Turiasaurus* debe presentar cierto grado de neumaticidad para haber podido alcanzar un tamaño gigante, pero notablemente menor que los neosaurópodos, por lo que sus vértebras no deberían tener cámaras internas o subcámaras.

4.2. Antecedentes

Seeley (1870) fue el primero en reconocer estructuras neumáticas en vértebras de saurópodos. No obstante, se refiere a ellas como pertenecientes a un pterosaurio hallado en las facies Weald. Fue Owen (1875) quien demostró que esas vértebras pertenecían a un saurópodo. Cope (1877) y Marsh (1877) reconocieron como neumáticas las vértebras de *Camarasaurus* y *Apatosaurus*, respectivamente. De hecho, Cope consideró tan obvia esta neumaticidad, que ni trató de aportar argumentos a su favor (Britt, 1993).

Longman, en su descripción de *Austrosaurus* (1933) habla tanto de fosas como “camellae” en las vértebras dorsales. Además, estableció para las vértebras de saurópodos dos categorías, en base a estos caracteres: “*fanerocamerate*” (equivalente al actual “*camerate*” o vértebras con cámaras simples) y *criptocamarillan* (actualmente, *camellate*, vértebras con cámaras internas subcamaradas o tejido cancelar). No obstante, no se refiere a ellos como caracteres neumáticos, aunque sí que apunta su valor filogenético.

Janensch fue inicialmente escéptico respecto a la neumaticidad de saurópodos, pero tras estudiar la fauna de saurópodos de Tendaguru quedó totalmente convencido. De hecho, cita tres evidencias para apoyar la interpretación neumática (Janensch, 1947): la presencia de cavidades pleurocéntricas, incluyendo fosas, cámaras y subcámaras en los centros; la complejidad de fosas y láminas de los arcos neurales; y la presencia de fosas, forámenes y cámaras en costillas de algunos taxones. Para él, la principal función era colaborar en la flotación, asumiendo hábitos acuáticos.

Britt (1993, 1997) estudió la neumaticidad en arcosaurios de una manera global. Partiendo de observaciones directas en ratites actuales mediante disecciones, identificó cinco estructuras que correlacionan osteológicamente la neumaticidad (véase más adelante). Fue un pionero en utilizar tomografía informatizada para identificar cámaras internas. Lo más destacado fue la creación de nomenclatura para estos caracteres. Describió características neumáticas en *Barapasaurus*, *Haplocanthosaurus*, *Camarasaurus*, *Eubelopus* y *Diplodocus*. Reparó en que las características neumáticas de formas basales, como *Barapasaurus* y *Haplocanthosaurus*, no son tan complejas. No obstante, no se atrevió a correlacionar las estructuras neumáticas con la sistemática, dado el estado de la filogenia en aquel momento.

Poco tiempo después Wilson, utilizando el trabajo de Janensch (1929, 1950) como punto de partida, propuso una terminología comprensible y basada en puntos clave (o *landmarks*) para las láminas (Wilson, 1999), dejando atrás más de un siglo de confusiones nomenclaturales. Además, discutió dos interpretaciones funcionales para las láminas vertebrales, como adaptaciones estructurales al estrés biomecánico y como soporte óseo de septos de divertículos neumáticos.

Posteriormente, Wedel (2003, 2007a) realizó un estudio comparado de las características neumáticas de saurópodos, infiriendo cómo evolucionó desde los primeros representantes hasta los titanosaurios. Además de tratar la evolución de manera global por primera vez, trata aspectos paleobiológicos, como la implicación a la hora de estimar las masas, o al intentar reconstruir el sistema respiratorio.

4.3. Correlatos osteológicos de neumaticidad

Todas las aves tienen un extenso sistema de sacos aéreos en el tórax y abdomen, que parten directamente desde los bronquios y pulmones (Duncker, 1971, 1972). Estos sacos aéreos están vacíos, formados únicamente por una fina capa de epitelio y conectados de manera que tanto al inhalar como al exhalar pasa aire limpio por los pulmones. Esto permite extraer mucho más oxígeno que, por ejemplo, los mamíferos. No obstante, además de esto, los sacos aéreos dan lugar a una red de divertículos, que se expanden a lo largo del cuerpo. Si uno de estos divertículos llega a contactar con un hueso, puede neumatizarlo.

Típicamente existen nueve sacos aéreos, incluyendo uno impar interclavicular y sacos aéreos pares cervicales, torácicos anteriores, torácicos posteriores y abdominales (King, 1966, Duncker 1974). Estos sacos aéreos se sitúan a lo largo de la caja torácica, encerrando las vísceras como una cáscara de nuez (Wetherbee 1951). La función primordial es la de ventilación de los pulmones: este sistema de sacos permite que la ventilación e intercambio gaseoso se desacoplen físicamente. Siendo los pulmones prácticamente inflexibles, estos se ventilan por cambios de volumen de los sacos.

Los esqueletos postcraneales de la mayoría de aves están neumatizados por divertículos de los sacos aéreos cervicales, interclavicular y abdominales (Müller, 1907; Hogg 1984b; Bezuidenhout *et al.*, 1999). Los divertículos de los sacos aéreos cervicales neumatizan las vértebras cervicales y dorsales anteriores. Las vértebras torácicas posteriores, sinsacro y patas posteriores están neumatizadas por los divertículos de los sacos aéreos abdominales. El saco aéreo interclavicular, a su vez, neumatiza el esternón, costillas esternales, coracoide, clavícula, escápula y extremidad anterior (Figura 4.2.). Los sacos aéreos torácicos anteriores y posteriores no neumatizan ningún hueso, ya que no presentan divertículos (Müller, 1907; Bezuidenhout *et al.*, 1999) y no están en contacto con la columna vertebral, mediante septos horizontales y oblicuos en la cavidad corporal (Duncker 1974). A pesar de estas generalidades, la extensión de los divertículos y la neumatización es bastante variable en diferentes linajes (King, 1966).

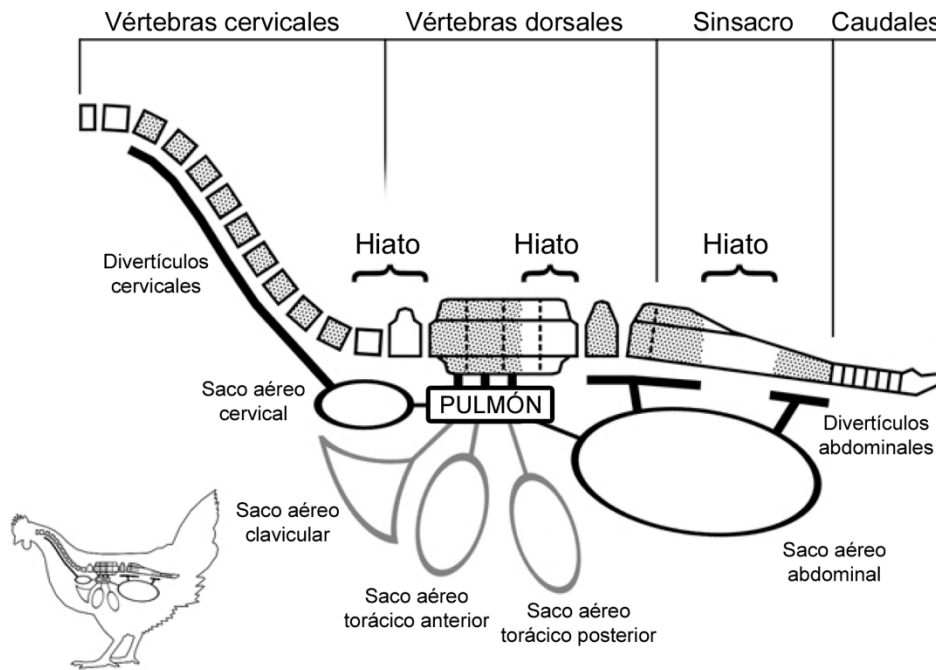


Figura 4.2. Esquema simplificado del sistema respiratorio de un ave (*Gallus*) mostrando la neumatización de cada grupo de vértebras por parte de los pulmones o sacos aéreos correspondientes. Modificado de Wedel, 2007.

La secuencia ontogénica de neumatización vertebral, tal y como fue descrita por Hogg (1984b) es la siguiente. Los divertículos de los sacos aéreos neumatizan inicialmente las vértebras de la base del cuello. Desde allí, los divertículos se extienden en dos direcciones, neumatizando la serie cervical y la serie torácica anterior y media. Posteriormente, los sacos aéreos abdominales neumatizan las vértebras dorsales posteriores y el sinsacro, una vez los sacos aéreos cervicales han terminado de expandirse (Hogg, 1984b). Si los divertículos cervicales y abdominales se encuentran, pueden anastomosarse para formar una vía aérea continua a lo largo de la columna vertebral (Cover, 1953). Debido a esta neumatización dual de la serie dorsal en dos direcciones, en ocasiones las dorsales medias están neumatizadas sólo parcialmente, e incluso no neumatizadas (King & Kelly 1956; Hogg 1984a).

Los huesos neumáticos son las únicas trazas del sistema respiratorio que pueden fosilizar. Por lo tanto, la neumaticidad postcraneal es nuestra fuente primaria de evidencias sobre la existencia y características de los sacos aéreos de taxones extintos (Britt, 1997; Britt *et al.*, 1998; Christiansen & Bonde, 2000; Wedel *et al.*, 2000).

Un hueso neumático es ligero, tiene paredes finas, y tiene más espacios que estructuras de sostén. Externamente, tiene forámenes, y a veces los divertículos también dejan trazas más sutiles en forma de fosas. No obstante, existen más órganos y tejidos blandos en contacto con el hueso, por lo que necesitamos una serie de criterios para diferenciar las marcas dejadas por los divertículos neumáticos.

Aunque hubo intentos anteriores de establecer criterios para reconocer neumaticidad (Hunter, 1774; Müller, 1908) fue Britt (1993, 1997) quien aportó una lista de caracteres neumáticos en huesos fósiles:

- 1) Cámaras internas conectadas con forámenes: presentes en aves, pterosaurios, saurópodos y terópodos no avianos, se trata de la característica más obvia, ya que no tienen explicación alternativa.
- 2) Fosas y láminas: las fosas aparecen en vértebras de muchos saurópodos. Son inequívocamente neumáticas cuando contienen forámenes neumáticos. Wilson (1999) también propuso las subfosas como evidencia (fosas dentro de fosas). Esta propuesta está basada en la observación en aves actuales, como en el avestruz, en el que los grandes divertículos a ambos lados de las vértebras cervicales están formados por varios diverticulitos menores. Britt (1993) propuso la textura crenulada de las fosas como evidencia. No obstante, todo esto debe contrastarse, por ejemplo, mediante tomografía informatizada. De la observación de otras estructuras neumáticas en el mismo hueso también puede sacarse conclusiones acerca de la naturaleza neumática de las fosas.
- 3) Paredes externas finas, resultado del vaciado del hueso.
- 4) Forámenes mayores a los formados para circulación o sistema nervioso (los cuales suelen ser menores).
- 5) Ausencia de hueso esponjoso total o parcial, habiendo sido reemplazado por cámaras neumáticas.

Como hemos visto, Longman (1933) estableció dos categorías de cámaras, pero se limitó a tratar la estructura, sin asignarle valor biológico alguno. Britt (1993, 1997) hizo la misma observación. Él las llamó cámaras grandes o “*camerae*” (cavidades) y pequeñas o “*camellae*” (celdas). De esta manera, las vértebras con cámaras grandes se describieron como “*camerate*” y aquellas con cámaras pequeñas, “*camellate*”.

La morfología de un hueso neumatizado es el resultado del desarrollo del propio hueso y del epitelio neumático, que avanza oportunísticamente induciendo reabsorción del hueso, mientras que el hueso crece parcialmente reaccionando al estrés biomecánico (Witmer, 1997). Esta competición entre el hueso y el saco aéreo produce diversos caracteres morfológicos. Britt (1997) y Britt *et al.* (1998) enumeran cinco correlatos osteológicos de neumaticidad: forámenes de gran tamaño, fosas con textura crenulada, paredes externas cóncavas lisas o crenuladas, y cámaras internas con forámenes. Estas estructuras están todas presentes en los huesos neumatizados de las aves actuales y constituyen la evidencia morfológica por la que evaluar las posibles características neumáticas de taxones fósiles (Wedel, 2003a).

En Sauropoda, las características neumáticas aparecen mayoritariamente en las vértebras presacras, e incluyen láminas vertebrales y los productos de la invasión de divertículos neumáticos. Aparte de las láminas, descritas en detalle por Wilson (1999), cuatro tipos de estructuras neumáticas son visibles en las vértebras presacras de saurópodos: externamente, fosas y forámenes; internamente, cámaras y celdas o *camellae* (subcámaras). Estas estructuras se han descrito en detalle por Wedel (2000; 2003, 2007, 2009) (Figura 4.3). Las fosas neumáticas son excavaciones de contorno ancho, y que no están encerradas por márgenes óseos que forman un foramen. Las cámaras son grandes cavidades internas separadas por septos óseos, más o menos gruesos; mientras que las celdas o *camellae* son pequeñas cavidades internas separadas por septos óseos muy finos. Cámaras y celdas se comunican a través de forámenes, ya sea directamente o indirectamente por conexiones internas con otras cavidades. Las cámaras pequeñas y las celdas de mayor tamaño son distinguibles en base a su forma, grosor de sus septos, y la presencia o ausencia de un patrón ramificado identificable (Wedel *et al.*, 2000). Gracias a la presencia de las fosas y cámaras podemos ser capaces de reconstruir, al menos en parte, el aspecto y distribución de los divertículos en contacto con las vértebras (Figura 4.4).

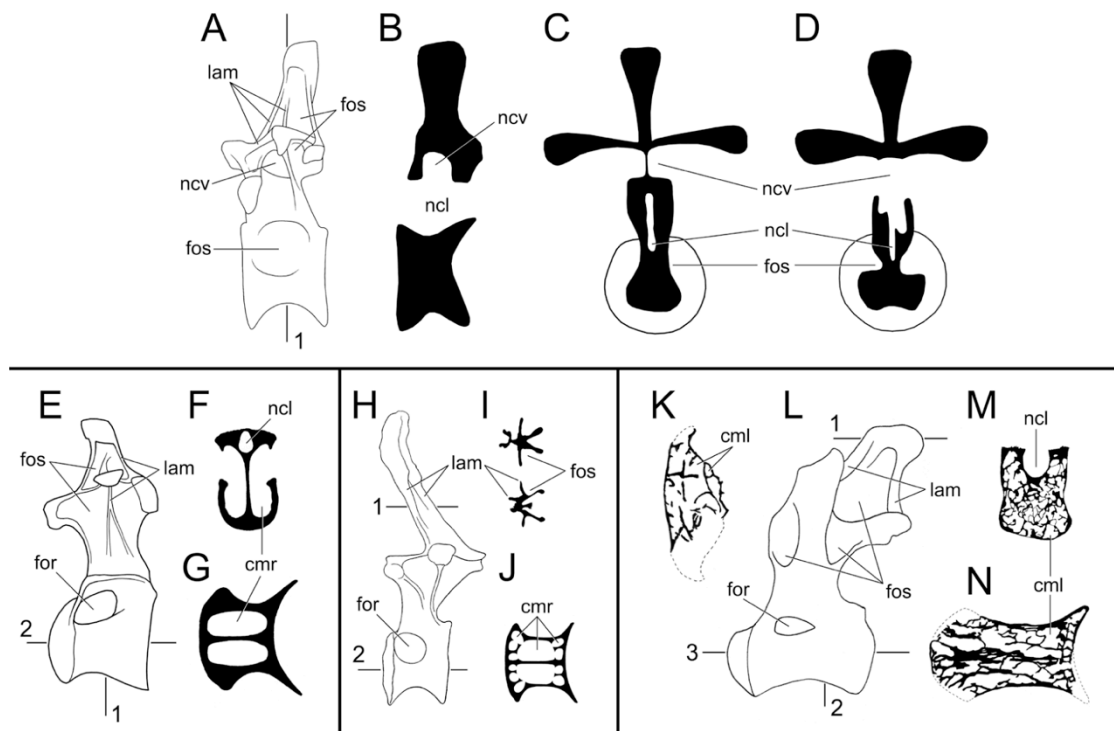


Figura 4.3. Principales estructuras o correlatos relacionados con divertículos neumáticos en vértebras dorsales de los saurópodos *Barapasaurus* (A-D), *Camarasaurus* (E-G), *Diplodocus* (H-J) y *Saltasaurus* (K-N). Lam, lámina; ncv, cavidad neural; fos, fosa; ncl, canal neural; for, forámen; cmr, cámara; cml, camellae (celdas o subcámaras). Tomado de Wedel (2007).

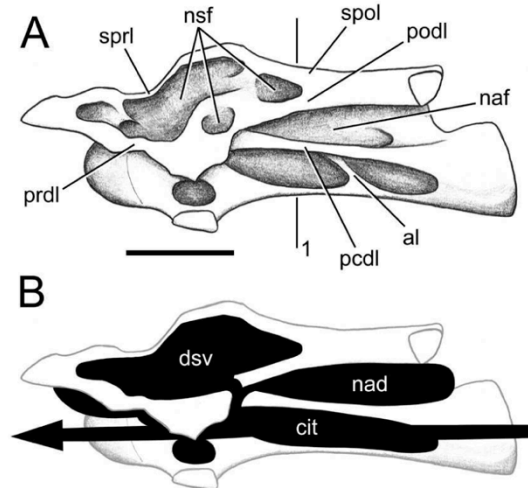


Figura 4.4. Vértebra cervical de *Giraffatitan* (A) y una reconstrucción de sus divertículos neumáticos (B). Sprl, lámina espinoprezigapofisial; prdl, l. prezigodiapofisial; nsf, fosas de la espina neural; spol, l. espinopostzigapofisial; podl, l. postzigodiapofisial; naf, fosa del arco neural; al, l. accesoria; pcdl, l. centrodiapofisial posterior; dsv, divertículo supervertebral; nad, divertículo del arco neural; cit, canalis intertransversarius. Tomado de Wedel (2007).

El patrón de distribución de estas estructuras neumáticas en vértebras presacras de saurópodos varía enormemente, desde simples fosas externas (por ejemplo, en *Haplocanthosaurus*, *Dicraeosaurus* o *Amargasaurus*; Janensch, 1947; Salgado & Bonaparte, 1991; Britt, 1993; Wedel, 2003a) hasta grandes cámaras internas (por ejemplo, en *Diplodocus*, *Camarasaurus* o *Apatosaurus*; Britt, 1993; Wedel *et al.*, 2000a; Wedel, 2003a) o un sistema de pequeñas celdas formando una densa red (por ejemplo, en *Austrosaurus*, *Sauroposeidon*, *Saltasaurus* o *Mamenchisaurus*; Longman, 1933; Young & Zhao, 1972; Wilson & Sereno, 1998; Wedel *et al.*, 2000b) (Figura 4.3.). No obstante, a pesar de que las estructuras neumáticas en saurópodos son enormemente variadas entre clados, especies e individuos (Britt, 1993; Curtice, 1998; Wedel *et al.*, 2000a; Wedel, 2003a), algunas de sus evidencias óseas, como las láminas (Wilson 1999) y la posición de las fosas, pueden usarse con valor sistemático (Upchurch, 1995; Salgado *et al.*, 1997; Upchurch, 1998; Wilson & Sereno, 1998; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004).

Recientemente, Wedel y Taylor (2013) publicaron la presencia de fosas neumáticas sencillas en las series caudales de *Giraffatitan* y *Apatosaurus*. Hasta ese momento, tan sólo en *Diplodocus* se habían descrito caracteres neumáticos caudales (Wedel *et al.*, 2000). No obstante, el patrón en estos saurópodos es errático y muestra hiatos, variable entre individuos, por lo que proponen que los divertículos asociados a la cola serían mucho más plásticos y variables de lo que se creía hasta el momento (Wedel & Taylor, 2013).

4.4. Estructuras neumáticas en *Turiasauria*

Las características asociadas a la neumaticidad, como las cámaras, fosas y forámenes en las vértebras cervicales de saurópodos permiten localizar los principales divertículos neumáticos asociados. A continuación se describen estas localizaciones en las vértebras cervicales. La cantidad de fosas presentes en las vértebras cervicales y dorsales de ambos taxones es prácticamente la misma, de modo que se describirán de manera conjunta.

Divertículos neumáticos cervicales

Divertículos laterales: en todos los centros cervicales de *Turiasaurus* y *Losillasaurus* aparecen amplios pleurocelos o fosas neumáticas a ambos lados, simples y ciegos. No aparecen forámenes que sugieran la comunicación con cámaras internas o, al menos, la conservación de las vértebras no permite reconocerlos. De hecho, no hay evidencia alguna de la presencia de cámaras internas, ya que las fracturas demuestran la ausencia de tejido óseo cancelar. Los pleurocelos son simples, no divididos, en los que tan sólo aparece una pequeña cresta en la superficie ventral. Debido al desarrollo de estos pleurocelos, la parte central de hueso macizo del centro vertebral queda reducida a una lámina media.

No obstante, la interpretación de estas estructuras óseas como evidencias de neumaticidad se basa en la comparación con otros saurópodos. El hecho de que estos pleurocelos, así como otras fosas, no tengan forámenes ni comunicación con cámaras internas, no relaciona estas estructuras de manera inequívoca con sistemas de divertículos neumáticos. Sin embargo, la existencia de fosas semejantes en los centros vertebrales de otros dinosaurios, como por ejemplo, *Diplodocus* o *Giraffatitan*, en cuyo caso sí que existe neumaticidad bien constatada, sugiere que esta reconstrucción sea la más plausible para *Turiasaurus* y *Losillasaurus*.

Por lo tanto, las evidencias externas sugieren la presencia de un divertículo lateral en contacto con el centro vertebral, en el espacio del pleurocelo (Figura 4.5.). Probablemente este sistema de divertículos laterales conectaba con divertículos intracostales. Las crestas de los pleurocelos arrojan la posibilidad de que fuesen el punto de inserción de un septo de tejido blando, en cuyo caso no habría uno, sino dos divertículos alojados en su pleurocelo. En los saurópodos más derivados, como en los diplodócidos, los pleurocelos aparecen completamente divididos por septos de hueso y, además, presentan

forámenes que se abren a cámaras internas. Esta situación de un divertículo lateral alojado en el pleurocelo, por lo tanto, podría tratarse del primer paso hacia esa mayor complejidad, que en saurópodos derivados llega a ser similar a la del *canalis intertransversarius* de las aves (Schwarz *et al.*, 2007).

Divertículos anteriores: Se puede observar la presencia de una fosa infraprezigapofisial debajo de la lámina prezigadiapofisial, si bien las láminas prezigapofisiales inferiores no se conservan en buen estado. No obstante, la conservación deficiente de las láminas diapofisiales inferiores no permite discernir si existiría una fosa infradiapofisial. No obstante, en las vértebras cervicales de *Losillasaurus* y *Galveosaurus*, esta fosa es visible, por lo que debió ocuparla un divertículo (Figura 4.5.). Una vez más, la fosa observada en *Turiasaurus*, así como la infradiapofisial de *Losillasaurus* y *Galveosaurus* es ciega, no teniendo ninguna conexión con cámaras internas mediante forámenes. Saurópodos más derivados, como *Diplodocus*, llegan a tener las prezigapófisis llenas de celdas conectadas por un forámen a la fosa prezigapofisial. A pesar de la ausencia de cámaras internas, la posición topográfica de estas fosas permite sugerir de nuevo la presencia de divertículos, Tanto en el caso de las fosas prezigapofisiales, como en las infradiapofisiales.

Divertículos posteriores: Debajo de la lámina postzigapofisial y por encima de la centrodiapofisial posterior (de nuevo, mal conservada) volvemos a observar el inicio de una fosa infrapostzigapofisial, que parece marcar la ubicación de un divertículo. Una vez más, no existe comunicación con cámaras internas, pero su ubicación permite señalar esta fosa como homóloga a la de saurópodos derivados, y por lo tanto, podemos reconstruirla como portadora de un divertículo (Figura 4.5.).

Divertículos dorsolaterales: Justo en los laterales del arco neural aparecen unas fosas, por encima de la diapófisis, bordeadas por las láminas prezigapofisiales, postzigapofisiales, espinoprezigapofisiales y espinopostzigapofisiales. No obstante, a pesar de que suele reconstruirse un divertículo en esa zona (Schwarz *et al.*, 2007), no existe evidencia alguna de forámenes, ni siquiera en Diplodocidae. No obstante, la extrema partición y compartimentación de esta fosa en Diplodocidae, *Giraffatitan* o *Amargasaurus*, sugiere que la presencia de divertículos en esta fosa sea al menos posible (Schwarz *et al.*, 2007), ya que no existe un tejido que deje una huella como esta de manera inequívoca (O'Connor, 2003,

2006), salvo un epitelio neumático (Britt, 1993; Wedel *et al.*, 2000a). En el caso de *Turiasaurus*, esta concavidad no aparece compartimentada, pero su ubicación, de nuevo, sugiere la misma reconstrucción (Figura 4.5.). Debido a la ausencia de forámenes, si bien parece plausible y parsimonioso que exista un divertículo dorsolateral, se desconoce cual sería su conexión con el resto.

Divertículos supravertebrales: en muchos grupos de saurópodos las espinas neurales se bifurcan, abriendo una cavidad entre las metapófisis a partir de una fosa postespinal o un canal completo que recorre la superficie superior de la vértebra craneocaudalmente. En los saurópodos con neurapófisis no bifurcada, en ocasiones aparece una fosa prespinal, si bien siempre hay una fosa postespinal bien delimitada. En caso de bifurcarse, esta cavidad continua en dirección craneal en cada una de las ramas. Gracias a la realización de tomografías, se ha constatado la estrecha relación entre estas cavidades o fosas y canales internos en Diplodocidae (Schwarz *et al.*, 2007), por lo que la interpretación de estas fosas como huespedes de divertículos neumáticos está respaldada. En los casos en que las espinas se dividen completamente, abriendo un canal, el divertículo supravertebral se reconstruye como único, como es el caso de Dicraeosauridae, mientras que en otros, puede haber únicamente un divertículo posterior, o dos divertículos, uno enmarcado entre las láminas espinoprezigapofisiales, y otro en la cavidad postespinal, entre las láminas espinopostzigapofisiales. En aves, estos divertículos están relacionados con un divertículo supramedular (Müller, 1908), de manera que la reconstrucción que se realiza en saurópodos es semejante (Wedel, 2003a; O'Connor, 2006).

Las espinas neurales de las vértebras cervicales de *Turiasaurus* parecen dividirse en dirección caudal. Sus metapófisis no presentan forámenes que verifiquen que sus láminas espinopostzigapofisiales, así como sus espinoprezigapofisiales, alojaran divertículos neumáticos. Sin embargo, se forma una cavidad postespinal clara, independientemente de que la vértebra tenga la espina dividida. Por lo tanto, existe la fosa homóloga pero no la evidencia de cámaras internas. Además, a pesar de que en su línea media esta cavidad presenta unos puntos de inserción, rugosidades que comentaremos en el apartado del sistema tendinomuscular, la superficie es más lisa a ambos lados, semejante a la de las fosas dorsolaterales. Por lo tanto, es posible que las vértebras cervicales de *Turiasaurus* alojaran al menos un divertículo supravertebral posterior (Figura 4.5.).

Divertículos supramedulares: En las aves actuales, la neumatización del arco neural surge de un divertículo supramedular, alojado en la parte dorsal del canal neural (Müller, 1908; Cover, 1953; Duncker, 1971; O'Connor, 2006). En grupos de saurópodos derivados, como los diplodócidos, se ha constatado una gran neumatización del arco neural, de manera que suele reconstruirse un divertículo supramedular. En las vértebras cervicales de *Turiasaurus* los ejemplares rotos no parecen evidenciar cámaras internas ni tejido cancelar, de ahí que no aparezcan forámenes. Por lo tanto, no hay evidencia directa de la presencia de estos divertículos. El mismo caso de arcos neurales macizos se observa en *Dicraeosaurus* (Schwarz-Wings *et al.*, 2007).

Estos divertículos supramedulares se originan en aves a partir de los sacos aéreos cervicales, y entran en el canal neural en el punto de unión cervico-torácico. Los divertículos laterales y los supramedulares se comunican entre ellos por conductos neumáticos y divertículos menores (Müller, 1908; Duncker, 1971; Wedel, 2003a; O'Connor, 2006). Por lo tanto, lo más parsimonioso es que, si reconstruimos divertículos neumáticos laterales en el cuello de *Turiasaurus*, debemos reconstruir al menos el par de sacos aéreos cervicales. Esto haría igualmente posible la presencia del divertículo supramedular.

Divertículos costales: En las costillas cervicales se observa una pequeña lámina semejante a la de los pleurocelos, que delimita dos áreas cóncavas, cada una en uno de los procesos de la costilla. En diplodócidos y dicraeosáuridos las costillas aparecen totalmente neumatizadas, mostrando incluso tejido cancelar en su interior. Por lo tanto, autores como Schwartz *et al.* (2007) reconstruyen un divertículo costal a lo largo de las áreas cóncavas de las costillas. Este divertículo estaría conectado al divertículo lateral alojado en los pleurocelos, de una manera semejante a las aves actuales. En el caso de *Turiasaurus*, el tejido no es cancelar y las costillas son macizas, pero la presencia de las mismas áreas cóncavas en los procesos costales sugiere un divertículo semejante (Figura 4.5.).

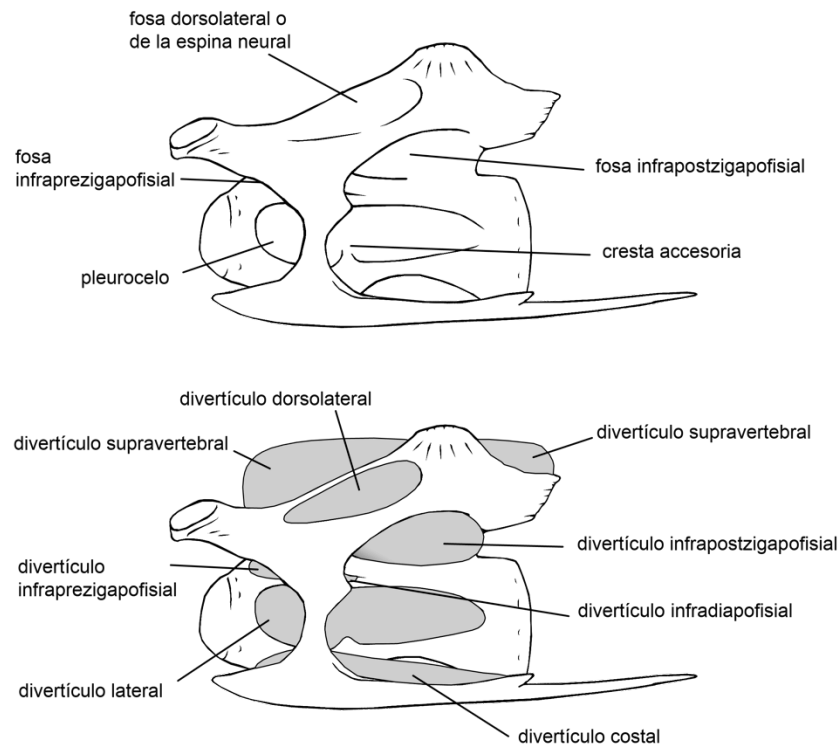


Figura 4.5. Esquema de una vértebra cervical de *Turiasaurus riodevensis* con las láminas y fosas implicadas en la neumaticidad. Debajo, reconstrucción de los divertículos neumáticos a partir de la información de los correlatos osteológicos.

Divertículos neumáticos dorsales

De modo equivalente a las vértebras cervicales, las vértebras torácicas de *Turiasaurus* y *Losillasaurus* muestran una serie de láminas y fosas que sugieren la localización de divertículos neumáticos en la serie dorsal.

Divertículos laterales: en todos los centros dorsales recuperados de *Turiasaurus* aparecen pleurocelos a ambos lados. Estos pleurocelos parecen ser simples y ciegos, aunque en ocasiones se observa una pequeña cresta en su borde ventral, del mismo modo que en algunas cervicales. Su localización homóloga a la de los pleurocelos en las vértebras cervicales sugiere la reconstrucción de un divertículo lateral semejante (Figura 4.6.). Además, en saurópodos con la serie vertebral completa recuperada, se observa la continuidad entre las vértebras cervicales y dorsales, apoyando que los pleurocelos de ambas series vertebrales sean homólogas.

Aparte de las vértebras dorsales mejor conservadas, se han recuperado una serie de centros vertebrales dorsales de *Turiasaurus*. Estos centros vertebrales son probablemente pertenecientes a vértebras dorsales posteriores, como parece sugerir su articulación prácticamente plana y que fueron recuperados cerca del sacro. En dichos centros se observan pleurocelos bien desarrollados. Por lo tanto, de confirmarse su posición posterior, las vértebras dorsales posteriores poseerían al menos una característica neumática.

Divertículos asociados a las prezigapófisis: en muchos saurópodos aparecen fosas neumáticas asociadas a las prezigapófisis. En algunas vértebras de *Giraffatitan* se observan fosas profundas ventrales a las prezigapófisis, aunque no ocurre a lo largo de toda la serie dorsal. Lo más común es la posesión de fosas neumáticas en posición lateral respecto a las prezigapófisis, localizándose debajo de la lámina prezigadiapofisial, entre el proceso transversal y las prezigapófisis. En al menos una de las vértebras dorsales de *Turiasaurus*, pese a su fragmentación, se puede observar la presencia de esta fosa. Esta misma fosa se observa en *Dicraeosaurus*, incluso en las vértebras dorsales en las que no aparecen pleurocelos. Esto tiene consecuencias a la hora de inferir la presencia de otros divertículos, que se discutirán más adelante. Por lo tanto, se infiere la posesión de un divertículo infraprezigadiapofisial en las vértebras dorsales de *Turiasaurus* (Figura 4.6.).

Divertículos asociados a los procesos transversos: Los procesos transversos son la estructura más claramente neumática en las vértebras dorsales de saurópodos. En prácticamente todos los taxones se observan fosas asociadas, normalmente en su superficie ventral, y en ocasiones en su superficie superior. En muchos saurópodos de diferente grado de neumatización se observa una fosa grande en el lateral del arco neural, justo debajo del proceso transversal, que llega a recorrerlo longitudinalmente hasta su extremo. En las vértebras dorsales anteriores de *Tendaguria* existen fosas muy aparentes con crestas en su interior, dividiendo su superficie interna en un extremo medial y otro lateral, siendo la parte medial la más profunda. No obstante, las grandes fosas de los procesos transversos de *Tendaguria* probablemente sean continuación de las fosas asociadas a las zigapófisis. La única fosa debajo del proceso transversal en *Tendaguria* es muy pequeña, y se restringe a la superficie lateral del arco neural y base del proceso transversal.

En muchas vértebras dorsales de *Giraffatitan* se observa una gran cavidad debajo del proceso transversal, que constituye esta fosa. En ocasiones presenta crestas o tabiques internos que la subdividen en porciones anterior y posterior, aunque esta división varía a lo largo de la serie. En *Turiasaurus*, si bien los procesos transversos están peor conservados que en *Giraffatitan*, permiten observar fosas ventrales y restos de una lámina media que las divide en una porción anterior y otra posterior, situación más semejante a la de *Giraffatitan* que a la de *Tendaguria*. Por lo tanto, se reconstruye un divertículo infradiapofisial en las vértebras dorsales de *Turiasaurus* (Figura 4.6.). Este divertículo podría ser sencillo, con bifurcación en contacto con el hueso, o podría tratarse de un divertículo doble.

Divertículos asociados a las postzigapófisis: En muchos saurópodos se observan fosas a continuación de la cavidad que forma la propia postzigapófisis. En ocasiones, como en algunas vértebras dorsales de *Giraffatitan* o *Tendaguria*, esta fosa continua lateralmente a lo largo del proceso transversal, e incluso a veces tiene continuidad con las fosas infradiapofisiales. En las vértebras dorsales de *Turiasaurus* recuperadas, pese a su mala conservación, se observa una lámina postzigodiapofisial que parece encerrar una fosa. No obstante, es difícil determinar si esta fosa estaría lo suficientemente desarrollada como para que alojase un divertículo neumático (Figura 4.6.).

Divertículos asociados a las neurapófisis: Como otros taxones, los saurópodos presentan láminas espinozigapofisiales en sus vértebras dorsales, pero en el caso de los saurópodos estas láminas pueden encerrar profundas fosas laterales. Estas fosas son semejantes a las que se observan en las vértebras cervicales, pero la mayor altura de las espinas neurales hacen que estén especialmente desarrolladas. En *Giraffatitan*, con espinas neurales dorsales especialmente altas son especialmente notables las fosas laterales, encerradas entre la lámina espinal anterior, que termina bifurcándose, dando lugar a las láminas espinoprezigapofisiales, y su equivalente posterior, de especial desarrollo lateral. En vértebras dorsales con espinas bajas, como *Tendaguria*, o las vértebras dorsales anteriores de *Camarasaurus*, esta fosa se ve reducida a una pequeña concavidad. En el caso de *Turiasaurus*, las vértebras anteriores muestran una situación semejante, con las espinas neurales bajas y bifurcadas. A pesar del estado de conservación, se puede observar una pequeña concavidad equivalente en los laterales. En la vértebra dorsal media de *Turiasaurus* la espina neural es ya única y de mayor altura, aunque no alcanza la altura que se observa en las dorsales medias

de *Giraffatitan*. En las superficies laterales de la neurapófisis se observan concavidades semejantes a las descritas para *Giraffatitan*, si bien a menor escala, tanto por lo que se refiere al tamaño de la espina, como en cuanto al desarrollo de las láminas y fosa.

Por comparación con el resto de saurópodos, se puede inferir la presencia de al menos un divertículo dorsolateral. no obstante, el desarrollo de las características neumáticas en las espinas neurales dorsales de *Turiasaurus* es mucho menor que en *Giraffatitan* y otros saurópodos más derivados. Por lo tanto, se puede reconstruir un probable divertículo dorsolateral, si bien se asume que el grado de desarrollo de este sería mucho menor que en Neosauropoda (Figura 4.6.).

Otros divertículos: En saurópodos derivados, como *Giraffatitan* o *Dicraeosaurus* se observan pequeñas pero profundas fosas asociados a la base de la espina neural y prezigapófisis, así como en las caras craneal o caudal del extremo de los procesos transversos. El tipo de superficie que presentan estas fosas es equivalente a la de los pleurocelos y otras fosas neumáticas, por lo que es posible que dichas cavidades alojasen divertículos neumáticos. No obstante, no se observan cavidades semejantes en los arcos neurales dorsales de *Turiasaurus*, y pese a la peor conservación, no parece haber indicios de su presencia. Todo ello concuerda con el grado de desarrollo observable en *Turiasaurus* frente a los saurópodos más derivados.

A pesar de que en saurópodos derivados se observan fosas neumáticas en las costillas dorsales, no hay signos de neumaticidad en las costillas dorsales de *Turiasaurus* o *Losillasaurus*.

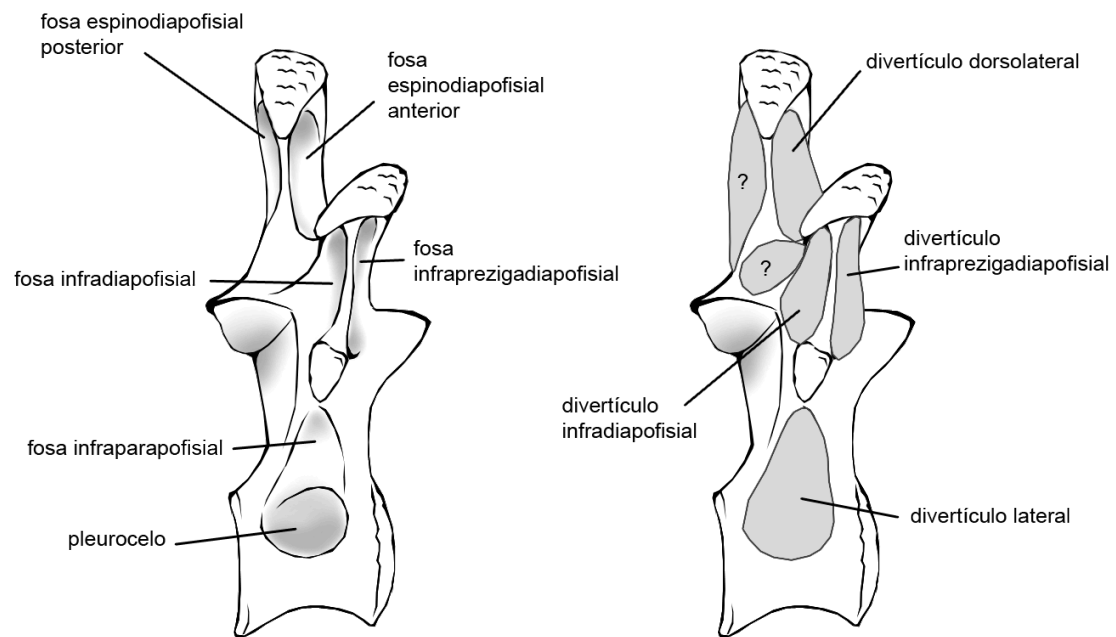


Figura 4.6. Esquema de una vértebra dorsal media de *Turiasaurus riodevensis* con las láminas y fosas implicadas en la neumaticidad junto a la reconstrucción de los divertículos neumáticos a partir de la información de los correlatos osteológicos.

4.5. El lugar de *Turiasauria* en la evolución de la neumaticidad

En su estudio integrado de la neumaticidad en Sauropoda, Wedel (2003) propuso que la evolución de la neumaticidad en saurópodos es similar al desarrollo ontogenético en aves, neumatizando primero las vértebras cervicales para ir extendiéndose caudalmente (Figura 4.7.). Recientemente, sin embargo, se ha demostrado que la evolución de esta característica en Sauropodomorpha fue mucho más compleja: en Prosauropoda y algunos saurópodos basales la neumatización del esqueleto axial empezó por las vértebras dorsales posteriores (Yates *et al.*, 2012). Sin embargo, dado que en Sauropoda el esquema básico del desarrollo de la parte anterior hacia la parte posterior parece lo más extendido (Wedel, 2007), se tendrá en cuenta este esquema para esta discusión.

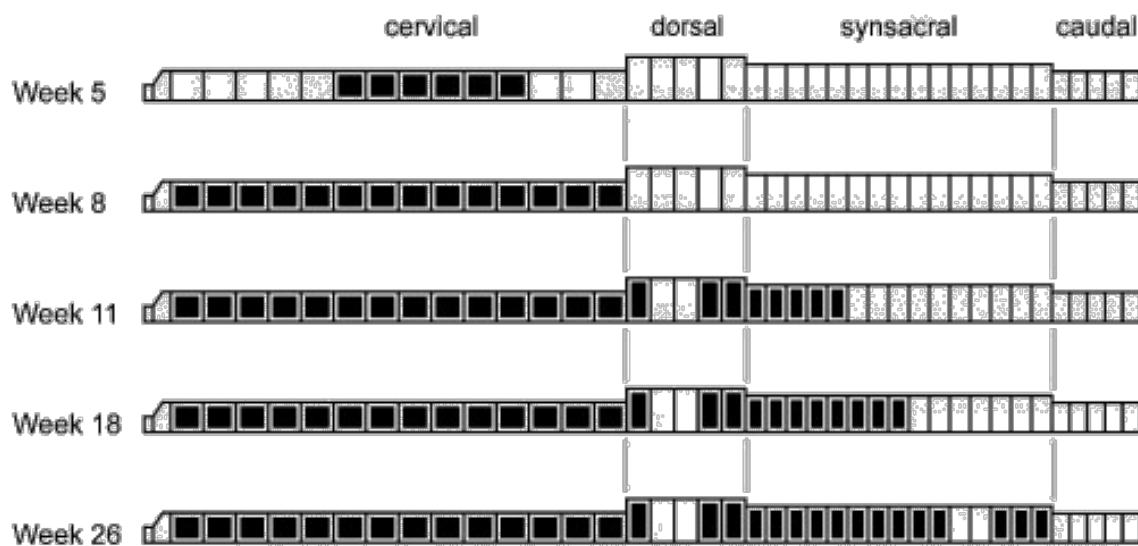


Figura 4.7. Esquema del desarrollo ontogenético de la neumatización del esqueleto axial en aves (*Gallus*). Las primeras vértebras en neumatizarse son las cervicales medias, y la progresión es principalmente hacia posterior.

Saurópodos basales, como *Vulcanodon* e *Isanosaurus*, presentan caracteres neumáticos, aunque se limitan a la posesión de fosas simples (Cooper, 1984; Buffetaut *et al.*, 2000). Dentro de los Eusauropoda basales, *Barapasaurus* presenta fosas laterales en el centro vertebral de sus presacras, siendo unas más profundas q otras. No obstante, no llegan a tanto como para formar un septo medial. Algunas de las dorsales tienen espinas neurales huecas, en comunicación con el canal neural (Jain *et al.*, 1979).

En *Mamenchisaurus*, otro eusaurópodo no neosaurópodo, Young y Zhao (1972) describieron las vértebras de *M. hochuanensis* con fosas pequeñas y elípticas en los lados de los centros de las vértebras cervicales y dorsales. Internamente, con una estructura de panal de abejas, con cavidades pequeñas. Russell y Zeng (1993) también describen la estructura interna de una vértebra cervical de *M. sinocanadorum* como de forma de panal. El tamaño y geometría de las cámaras de *Mamenchisaurus* concuerdan con la estructura interna de subcámaras.

El eusaurópodo *Cetiosaurus* muestra claros signos de neumaticidad en sus vértebras presacras, con pleurocelos simples y fosas en sus vértebras cervicales y dorsales. No hay presencia de subcámaras o celdas (Upchurch & Martin, 2002; 2003).

En el caso de *Jobaria*, (Serenó *et al.*, 1999), toda vértebra cervical post-atlas muestra fosas. La parte céntrica del centro se reduce a un septo medial. Los cóndilos de algunas fosas aparecen excavados por extensiones con dirección anterior de fosas laterales. Dorsalmente, solo se observan fosas en las vértebras más anteriores.

Dentro de Neosauropoda, en Diplodocidae, las vértebras de *Apatosaurus* aparecen como policameradas, con un patrón ramificado hacia cámaras menores (Wedel *et al.*, 2000b). Las cámaras terciarias y cuaternarias son las encargadas de vaciar los cóndilos, rodear los cotilos, y cuya presencia varía en el centro. La distribución de las cámaras en cóndilos y cotilos muestra cierta simetría radial. En algunos ejemplares inmaduros, se observan fosas similares a las de *Pleurocoelus*. *Diplodocus* también presenta cierta complejidad en cuanto a sus cámaras, llegando a extenderse los forámenes y láminas hasta la serie caudal. La única diferencia, que las cámaras terciarias y cuaternarias no siguen la simetría que caracterizaba a *Apatosaurus*.

Pasando a los macronarios, en *Haplocanthosaurus*, todas las características neumáticas se restringen a fosas. En cervicales, extensiones de las fosas penetran en los cóndilos, pero sin ningún estrechamiento que podamos equiparar a un foramen. Sus dorsales presentan fosas simples, en el mismo punto donde en otros taxones aparecen forámenes. *Camarasaurus* es el prototipo de dinosaurio con cámaras. De hecho, sus grandes cámaras dan lugar a subcámaras secundarias y terciarias, adentrándose en los cóndilos. No obstante, no llegan a ser tantas ni tan marcadas como en diplodócidos. En juveniles, la estructura es una versión simple del adulto, con pocas generaciones de cámaras (Wedel, 2003).

En *Tastavinsaurus sanzii* (Royo-Torres, 2006, Canudo *et al.*, 2008) solo se conservan vértebras dorsales, sacras y caudales, por lo que desconocemos su neumaticidad cervical. En las tres vértebras dorsales posteriores que se conservan, se observa una ausencia de cámaras y subcámaras, pero por el contrario muestran un entramado de canales huecos único. Resulta similar al entramado observado en algunas cervicales de *Brachiosaurus*, siendo más primitivo por esta ausencia de cámaras, pero siendo más derivado que *Haplocanthosaurus*, con el interior de hueso macizo sin canales. Este carácter podría ser tratado como un paso previo en la evolución de cámaras a celdas, o ser algo exclusivo del género o grupo al que pertenece (Royo-Torres, 2006).

En *Giraffatitan*, tanto cervicales como dorsales presentan forámenes que se abren a cámaras. Son grandes, pero no ocupan toda la estructura interna. Los cóndilos, cótilos y zigapófisis están rellenas de subcámaras y celdas (Wedel *et al.*, 2000b). Estas celdas son más simples que las de *Sauroposeidon* y otros titanosauriformes más derivados. Se observan irregularmente y no presentan patrón ramificado. *Sauroposeidon*, lateralmente, presenta fosas en las espinas neurales y centros, fosas más profundas y marcadas que en saurópodos más basales. Internamente, totalmente vaciadas por celdas (Wedel *et al.*, 2000a).

En *Pleurocoelus* las vértebras conocidas pertenecen a juveniles. Cervicales, dorsales y sacras presentan fosas laterales que penetran hasta un septo medial. No obstante, la ausencia de material de adultos imposibilita determinar si lo observado tiene importancia filogenética u ontogenética (Wedel *et al.*, 2000b). En *Eubelopus*, las presacras, aparecen totalmente formadas por tejido cancelar. Las láminas, poco desarrolladas en cervicales y dorsales anteriores (Britt, 1993; Wilson & Sereno, 1998).

Pasando a los titanosaurios, *Gondwanatitan* está descrito únicamente con una cervical parcial, que presenta pocas y grandes cámaras neumáticas sencillas con la presencia de un septo medial. *Alamosaurus* por su parte, presenta cámaras menores subcámaras en la espina neural y una estructura laminar poco desarrollada. En el caso de *Saltasaurus*, se observan presacras, sacras y caudales proximales totalmente neumatizadas con cámaras secundarias y terciarias (camellate) (Wedel, 2003). En muchos otros titanosaurios, pese a no haberse estudiado su estructura interna, se observan fosas en las vértebras caudales (Wedel, 2003; Sanz *et al.*, 1999).

Un resumen de la tendencia a neumatizar el esqueleto axial en Sauropoda puede verse en la figura 4.8. Como se ha descrito en el apartado 4.2., las vértebras cervicales de *Turiasaurus* muestran todas ellas signos de neumaticidad. Lo mismo ocurre con *Losillasaurus*, del que se conservan un total de 5 vértebras cervicales incluyendo el áxis. En todas ellas se observa un amplio pleurocelo simple y fosas en relación a las láminas vertebrales. Lo mismo ocurre con las vértebras dorsales, donde amplios pleurocelos reducen el centro a tener una sección en forma de viga, y aparecen fosas asociadas a la espina neural, zigapófisis y procesos transversos.

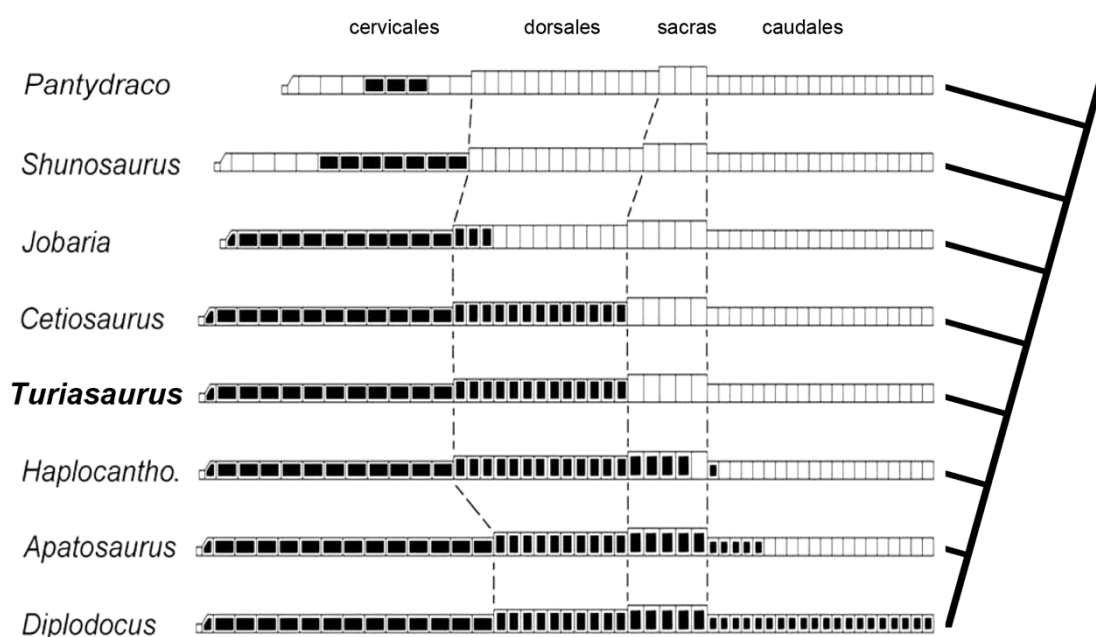


Figura 4.8. Esquema de la filogenia de Sauropoda con el desarrollo de neumaticidad postcraneal axial. En negro, las vértebras neumatizadas. Modificado de Wedel, 2007.

Si bien en el caso de *Losillasaurus* únicamente tenemos información de una vértebra dorsal completa y una neurapófisis, en el caso de *Turiasaurus* tenemos más información disponible. Las fosas neumáticas se pueden reconocer tanto en vértebras dorsales anteriores como medias o incluso posteriores. Durante las campañas de 2007 a 2009 se recuperaron y prepararon en el laboratorio unos centros vertebrales dorsales hallados en asociación al sacro y se interpretaron como centros dorsales posteriores. A pesar de la ausencia del arco neural, en todos ellos amplios pleurocelos habían reducido el cuerpo vertebral a un septo medio, adoptando en sección la típica forma de viga.

A la luz de estos datos, se puede concluir que en *Turiasaurus*, y probablemente en todo el clado Turiasauria, un sistema de divertículos neumáticos invadía las vértebras presacras, desde las cervicales anteriores hasta las últimas vértebras dorsales. Una situación semejante a la observada en otros eusaurópodos no pertenecientes a neosauropoda, como es el caso de *Cetiosaurus* (Figura 4.8.).

4.6. Discusión

En general, los saurópodos más derivados tienden a neumatizar una mayor parte de la columna vertebral. Esta progresión de la neumaticidad vertebral hacia la parte caudal (Figura 4.8.) también se registra en terópodos (Britt, 1993) y también se observa en la ontogenia de las aves actuales (Figura 4.7.), como ya se ha comentado anteriormente (Cover, 1953; Hogg, 1984). Esta semejanza es uno de los argumentos para proponer que los saurópodos tenían pulmones y sacos aéreos como los de las aves en la actualidad.

En aves actuales, las vértebras cervicales y torácicas anteriores son las primeras en neumatizarse, a través de divertículos de los sacos aéreos cervicales. (Hogg, 1984). Divertículos de los sacos aéreos abdominales neumatizan las dorsales posteriores, y posteriormente el sinsacro. Las vértebras dorsales anteriores y medias son neumatizadas por divertículos que parten directamente de los pulmones.

Con los datos de neumatización de vértebras en Sauropoda, Wedel (2007) propuso que los sacos aéreos cervicales estuvieran presentes en todos los saurópodos, y los abdominales en los eusaurópodos más avanzados. Así, se esperaría la presencia de sacos aéreos cervicales en taxones como *Jobaria* o *Shunosaurus*, y también la presencia de sacos aéreos abdominales en *Cetiosaurus*, *Turiasaurus* (Figura 4.9) o Neosauropoda.

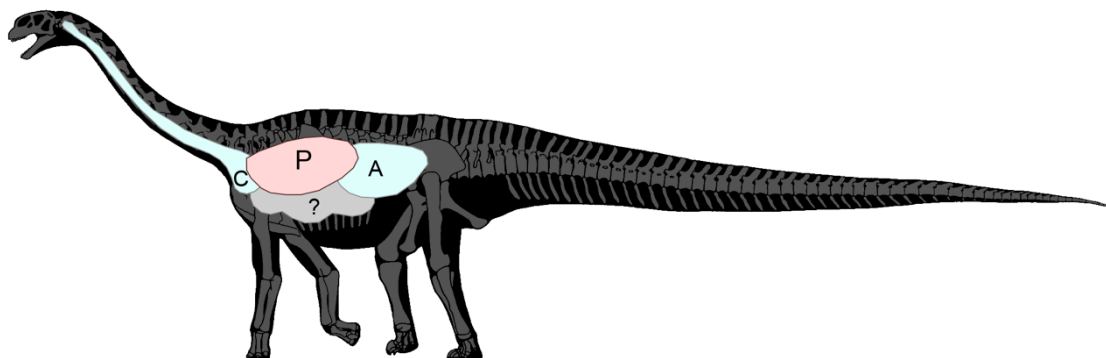


Figura 4.9. Reconstrucción del pulmón y sacos aéreos en *Turiasaurus* a partir de los datos de neumaticidad en las vértebras presacras. C, saco aéreo cervical; P, pulmones; A, saco aéreo abdominal. Los sacos aéreos marcados con interrogante corresponden con sacos aéreos accesorios, cuya presencia no es contrastable.

La presencia de fosas neumáticas en todas las vértebras cervicales de *Turiasaurus* apunta a la presencia de divertículos neumáticos derivados de un saco aéreo cervical. Del mismo modo, las fosas de las vértebras dorsales anteriores y medias sugieren la neumaticización por parte de divertículos que, si el sistema es equivalente al aviano, partirían directamente de los pulmones. Por último, los centros vertebrales dorsales posteriores apuntan a la presencia de un saco aéreo abdominal (figura 4.9.). Wedel (2003a, 2003b, 2007) reconstruye también unos sacos aéreos accesorios situados más ventralmente para *Haplocanthosaurus*, considerando probable su presencia, aunque dado que no hay correlato directo, esta inferencia tendría un mayor nivel de especulación.

Más recientemente se ha descrito la neumaticidad en Prosauropoda en detalle (Yates *et al.*, 2012) y ésta demuestra que la evolución de esta característica en Sauropodomorpha fue más compleja de lo creído hasta ahora. Si bien había algunas evidencias de neumaticidad en este grupo, los resultados no eran concluyentes (Wedel, 2007c) y se consideraba que su sistema respiratorio, si bien tendría sacos aéreos heredados de la condición básica de Saurischia, no llegaba a desarrollarse plenamente hasta los grandes saurópodos. En el nuevo estudio en detalle de Prosauropoda junto con otros saurópodos basales se ha constatado la presencia de fosas neumáticas simples en muchos de ellos (Figura 4.10.).

Así, se ha detectado neumaticidad en *Plateosaurus*, *Eucnemesaurus*, *Aardonyx*, *Antetonitrus* o *Tazoudasaurus* (Yates *et al.*, 2012). Sin embargo, las características neumáticas en estos taxones distan de las que se esperaría encontrar siguiendo la hipótesis de un mayor desarrollo de cervical a caudal en Sauropodomorpha. Si bien *Plateosaurus* sólo muestra claros signos de neumaticidad en una de sus vértebras cervicales, el resto de sauropodomorfos mencionados muestra claros signos de neumaticidad en sus vértebras dorsales posteriores. Esto demostraría la presencia de un saco aéreo abdominal desde bien temprano en Sauropodomorpha.

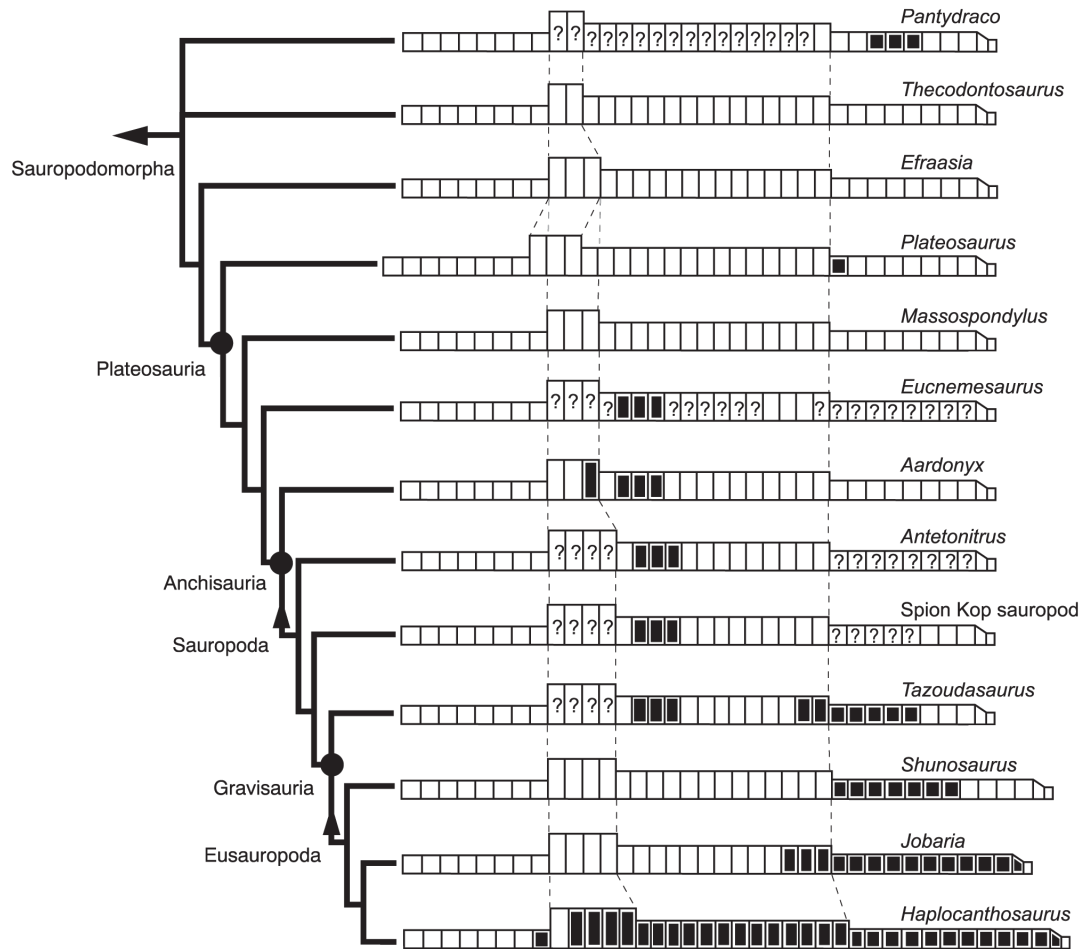


Figura 4.10. Esquema de la evolución de la neumaticidad postcraneal axial en Sauropodomorpha sobre una filogenia del grupo. Contrariamente a lo creído hasta ahora, junto con la neumaticidad cervical, la abdominal sería de las más antiguas en el grupo. Tomado de Yates *et al.*, 2012.

Como ya se ha comentado, un sistema neumático semejante se ha descrito con detalle en Theropoda (ver Benson *et al.*, 2012), por lo que la condición basal de Saurischia debería ser la posesión de sacos aéreos. Es más, si tomamos como válida la inferencia de sacos aéreos cervicales y abdominales semejantes a los avianos en saurópodos y terópodos, lo más parsimonioso sería pensar que ambos pares de sacos aéreos estarían en la base de Saurischia. Así, en cada linaje podrían desarrollarse de un modo más o menos parecido, pudiendo desarrollarse más los sacos aéreos abdominales en Prosauropoda al empezar a aumentar de tamaño, y pasando a primar el desarrollo de los sacos cervicales en Sauropoda conforme el aumento de tamaño fue ligado a un alargamiento de la serie cervical, que necesitaría de aligeramiento.

La presencia de neumaticidad en Pterosauria (ver Britt, 1993; Claessens *et al.*, 2009) con características semejantes a las de Saurischia complica cómo pudo ser la evolución de esta característica, ya que en Ornithischia no hay evidencias sólidas de neumaticidad (Wedel, 2007) (Figura 4.11.). Se han barajado varias hipótesis, como admitir una neumaticidad básica como condición primitiva de Ornithodira (Benson *et al.*, 2012), que revertiría en Ornithischia (Yates *et al.*, 2012). No obstante, las razones para la pérdida en este grupo no están claras ni resultan convincentes (Wedel, com. pers.). Hay partidarios de una neumaticidad primitiva en Archosauria, basada en evidencias en Arcosauriformes basales (O'Connor, 2006).

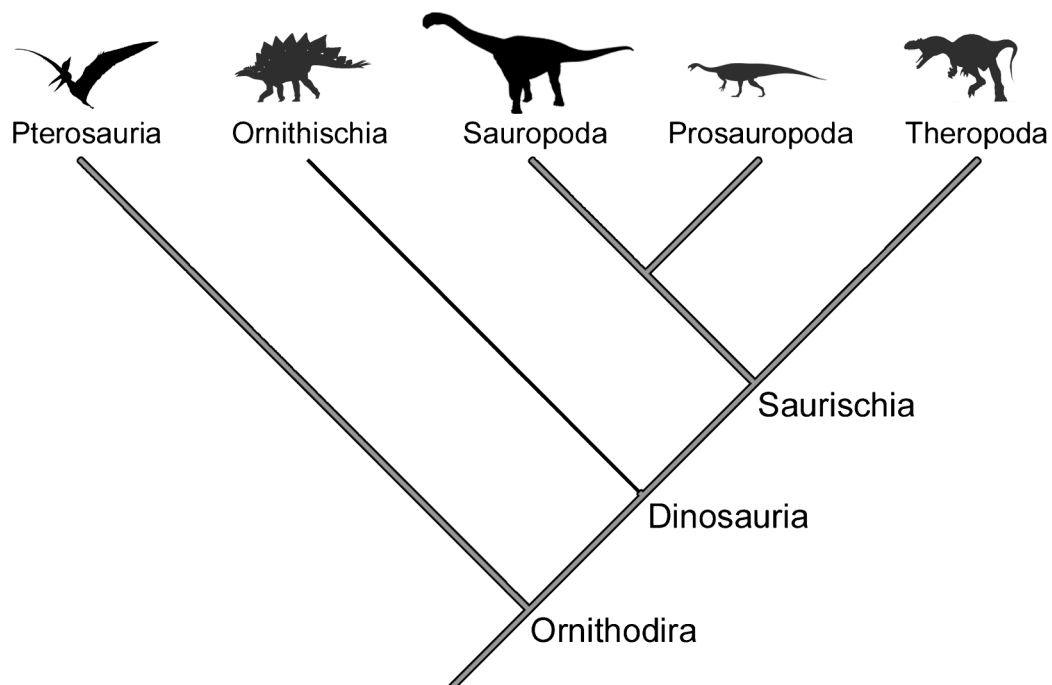


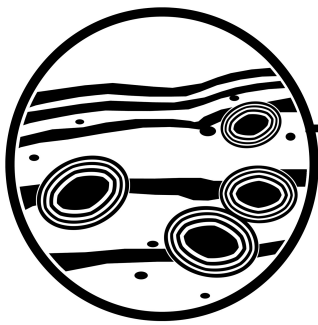
Figura 4.11. Cladograma de Ornithodira con la presencia de neumaticidad postcraneal marcada en relleno gris sobre el árbol. Ornithischia aparece en negro, debido a la ausencia de evidencias concluyentes de neumaticidad en el grupo. Modificado de Wedel, 2009.

La posesión de un pulmón con flujo de aire unidireccional en *Alligator* sugiere que esta característica fuese primitiva para Archosauria (Farmer & Sanders, 2010). Si bien *Alligator* posee un sistema respiratorio ligeramente heterogéneo, con algunas zonas de densidad parenquimal reducida que actúan como sacos aéreos, no existen estos sacos como tal en Crocodylia, ni tampoco hay neumaticidad postcraneal (ver O'Connor, 2006; Farmer & Sanders, 2010). Aún así, esto podría indicar que la presencia de un sistema de sacos

aéreos en Ornithodira es que éste formase parte de un sistema respiratorio altamente heterogéneo y eficiente más antiguo presente en arcosaurios (Brown *et al.*, 1997; O'Connor, 2006; 2009). Una de las ventajas de la ventilación unidireccional es la reducción de espacio muerto en la tráquea, lo cual pudo ayudar a la evolución de cuellos largos en los saurópodos (Wedel, 2003b, 2007a; Sander *et al.*, 2010).

Entre los objetivos de esta tesis doctoral se encontraba la búsqueda y descripción de las estructuras neumáticas de *Turiasaurus*. La contrastación de la hipótesis de trabajo se detalla a continuación:

- **Hipótesis de trabajo:** *Turiasaurus* debe presentar cierto grado de neumaticidad para alcanzar un tamaño gigante, pero notablemente menor que los neosaurópodos, por lo que no debería tener cámaras internas en sus vértebras.
- **Resultados:** *Turiasaurus* tiene claras evidencias de neumaticidad, que demuestran la posesión de un sistema respiratorio con sacos aéreos. Esta neumatización es no obstante notablemente menor que la presente en los neosaurópodos, con la ausencia de cámaras internas, subcámaras o tejido cancelar. La posesión de sacos aéreos cervicales y abdominales queda apoyada por la presencia de signos neumáticos en todas las vértebras presacras, y todo parece apuntar a que estos pares de sacos aéreos tuvieron que estar presentes en todo Saurischia, e incluso como condición basal en Ornithodira.



5. Paleohistología

5.1. Introducción

5.1.1. Bases de la paleohistología

5.1.2. Antecedentes en paleohistología de saurópodos

5.2. Material y métodos

5.2.1. Terminología

5.2.2. Material estudiado

5.3. Estudio histológico

5.3.1. Descripción de los tejidos óseos

5.3.2. Estimación de grado de madurez

5.4. Discusión

5.1. Introducción

El tamaño de los saurópodos y los efectos de este tamaño gigantesco sobre su biología han sido de gran interés, y el uso de sus análogos actuales y parientes no es suficiente para salvar algunas lagunas. Una manera de obtener información acerca de su crecimiento o metabolismo es mediante técnicas analíticas como la Paleohistología, el estudio de hueso fósil en láminas delgadas. Esto es posible ya que, a nivel histológico, el hueso resulta poco alterado durante la fosilización, de modo que se pueden hacer inferencias directas sobre su crecimiento mediante la comparación con animales actuales, cuyo crecimiento y biología son contrastables (Ricqlès, 1976, 1980; Ricqlès *et al.*, 1991; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

Estos estudios se enmarcan perfectamente en la Hipótesis de Evolución del Gigantismo en Saurópodos (Figura 5.1.), dado que la tasa metabólica basal alta, heredada de la base de Dinosauria, posibilita un crecimiento rápido, gracias al cual se podría llegar a ejemplares de varias toneladas en poco tiempo y llegar a la madurez sexual (Sander *et al.* 2010). Y un modo de averiguar esta tasa de crecimiento es precisamente mediante el estudio de su microanatomía.



Figura 5.1. Sobre el esquema de la Hipótesis de Evolución del Gigantismo en Saurópodos se ha resaltado el papel de la alta tasa de crecimiento. Modificado de Sander *et al.* (2010).

Dado que la Paleohistología es de las técnicas punteras que están experimentando un mayor auge en los últimos años, y que la información que se extrae de estos estudios es de mucha relevancia para conocer la biología de los saurópodos, se incluyó entre los objetivos de la presente tesis un análisis histológico de *Turiasaurus riodevensis*. Para abrir el abanico de estadios ontogenéticos al estudio histológico de los huesos muestreados de *Turiasaurus*, se han estudiado muestras del nuevo saurópodo gigante de San Lorenzo, así como varios ejemplares de *Dacentrurus armatus*, un tireóforo del grupo de los estegosaurios procedentes de Riodeva y El Castellar y de unos pequeños ejemplares de *Iguanodon galvensis*, ornitópodos procedentes de Galve, y así poder discutir de manera comparativa la determinación de su grado de madurez.

5.1.1. Bases de la paleohistología

La paleohistología es la subdisciplina de la Paleontología que se ocupa del estudio de los tejidos fósiles. Dado que durante la fosilización, salvo casos excepcionales, se pierde la información respecto a los tejidos blandos, los tejidos mineralizados son normalmente el objeto de estudio de los paleohistólogos. Un tejido se define como un conjunto organizado de células con un comportamiento fisiológico coordinado y un origen embrionario común. Y dado que la mayoría de elementos esqueléticos que cumplen la descripción de un tejido son los que poseen los vertebrados, la mayoría de estudios de Paleohistología se realizan sobre tejidos esqueléticos de vertebrados. Estos consisten en: hueso, cartílago, dentina, cáscara de huevo y esmalte.

El cartílago no es un tejido mineralizado en origen. Existe de varios tipos pero su principal componente es siempre el colágeno. Posteriormente puede mineralizarse y pasar a ser cartílago calcificado con depósitos de hidroxapatita. El cartílago lo forman un tipo de células especializadas, los condroblastos. Los huesos de todos los vertebrados son en origen cartilaginosos, pero durante su desarrollo ontogenético este cartílago es substituido por hueso. Para tal tarea, un nuevo tipo celular, los osteoclastos (que son macrófagos especializados), se encargan de dismantelar el cartílago, mientras que los osteoblastos empiezan a depositar la matriz ósea (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

El hueso está compuesto principalmente por colágeno e hidroxiapatito ($\text{Ca}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$) que pasa a fluoroapatito en muchos procesos de fosilización. El apatito es birrefringente, propiedad muy útil para visualizar los cristales y su orientación mediante luz polarizada.

Existen tres tipos diferentes de crecimiento del hueso: la **osificación intramembranosa**, la **osificación endocondral** y la **osificación secundaria** o remodelación ósea.

La **osificación intramembranosa** empieza con una membrana de osteoblastos en una matriz colágena denominada osteoide, que normalmente aparece asociada a vasos sanguíneos. Estos osteoblastos empiezan a secretar hidroxiapatito y nuevas capas de la membrana crecen aposicionalmente (Figura 5.2). Los osteoblastos que producen menos matriz acaban quedando incluidos en el tejido y pasan a llamarse **osteocitos**. Son muy característicos por tener extensiones que los conectan, llamadas **canalículos**. La mineralización sigue la orientación de las fibras de colágeno, de modo que los cristales de hidroxiapatito se alinean con la matriz colágena. A esta membrana se le llama periostio. Cuando hay una pausa en el crecimiento o la tasa disminuye, aparecen las **LAG (*Lines of Arrested Growth*)** o **líneas de crecimiento** (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

La comunicación entre osteocitos mediante los canalículos permite la transmisión de señales químicas de alarma cuando ocurren fracturas (los canalículos tienen mecanoreceptores que detectan diferencias de presión), en cuyo caso aparece un nuevo tipo celular en juego, los **osteoclastos**. Estos disuelven la matriz de hidroxiapatito con ácidos. Es entonces cuando entra un nuevo vaso sanguíneo en la **laguna de reabsorción** y nuevos osteoblastos forman una membrana alrededor, comenzando un crecimiento secundario (Figura 5.2). Cuando los osteoblastos depositan la matriz ósea alrededor del canal vascular forman lo que llamamos una **osteona**.

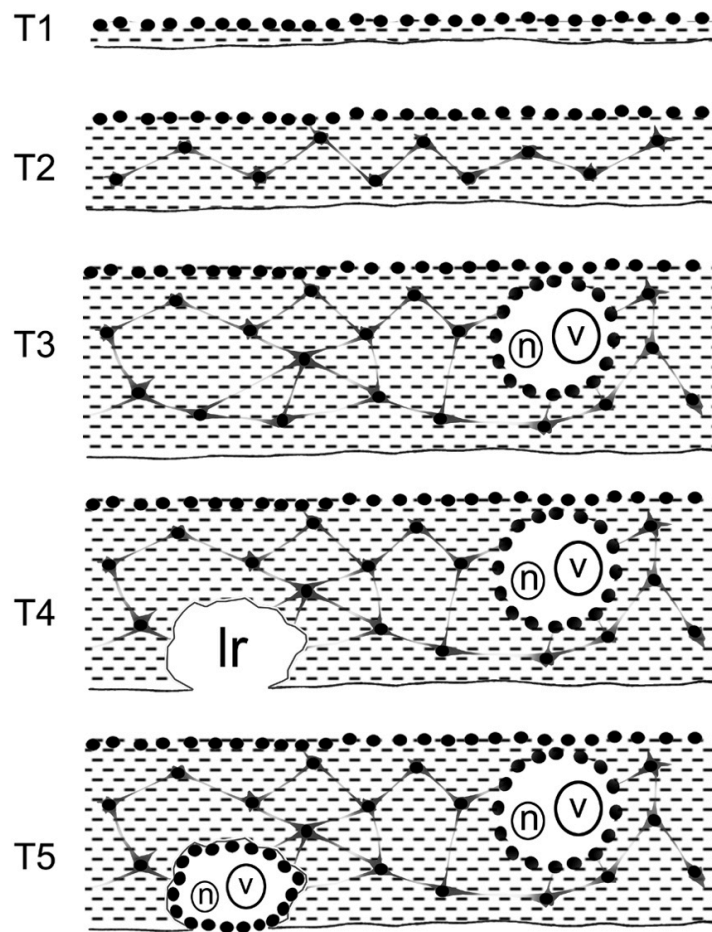


Figura 5.2. Esquema del crecimiento del hueso, donde cada punto representa un osteoblasto, que al ser incluidos en la matriz pasan a llamarse osteocitos y permanecen conectados por los canalículos. Lr: laguna de reabsorción; n: nervio; v: vaso sanguíneo.

Estas pueden ser primarias, cuando se forman durante el crecimiento gradual del hueso, o secundarias, cuando implican un proceso de reabsorción previa. Dentro de los canales vasculares, el crecimiento es centrípeto, hasta que se rellena y únicamente queda el espacio que aloja al vaso sanguíneo y, en muchos casos, a un nervio acompañante (Figura 5.2). El **crecimiento secundario** no sólo aparece cuando hay una fractura o patología, sino que forma parte del crecimiento normal de los huesos. Algunos huesos de morfología más compleja necesitan una continua remodelación para poder crecer, ya que es imposible mantener la forma original creciendo únicamente por aposición (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

La **osificación endocondral** tiene lugar a partir de un precursor de cartílago. Es un tipo de osificación típica de los huesos largos. Este precursor cartilaginoso representa el elemento esquelético original. El proceso empieza con la penetración de un vaso sanguíneo y la aparición de osteoblastos, que empiezan a depositar un periostio alrededor del elemento (Figura 5.3). Esta formación de periostio es típica de las diáfisis de los huesos largos, mientras que en las epífisis se mantiene más tiempo un pericondrio que sigue produciendo condroblastos, de modo que el elemento esquelético crece en longitud por efecto de los condroblastos, y en anchura por los osteoblastos. Paralelamente, el vaso sanguíneo que llega al centro del elemento esquelético transporta a los osteoclastos, que empiezan a dismantelar la matriz cartilaginosa, formando el precursor de la cavidad medular. Esto constituye un problema cuando llegan a disolver el hueso, ya que, de existir líneas de crecimiento, estas son eliminadas. Por su parte, los condroblastos de las epífisis se hipertrofian y calcifican, y más adelante mueren, dejando una matriz trabecular que es invadida por osteoblastos. A este tipo de hueso que se deposita en la matriz cartilaginosa se le llama hueso endocondral o de reemplazamiento (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). De ese modo, las epífisis en pleno crecimiento están formadas por un cono de pericondrio cuyo núcleo es hueso endocondral, y el crecimiento de ambos es el responsable del crecimiento en longitud de los huesos largos (Figura 5.3).

Tipos de hueso según la matriz de hidroxiapatito y su aposición:

- **Hueso lamelar:** altamente organizado, anisotrópico. Típico de poiquiloterms.
- **Hueso reticular o fibroso:** sin organización preferencial, los cristales se disponen en todas direcciones. Isotrópico.
- **Hueso pseudolamelar:** con fibras en paralelo, con características intermedias.

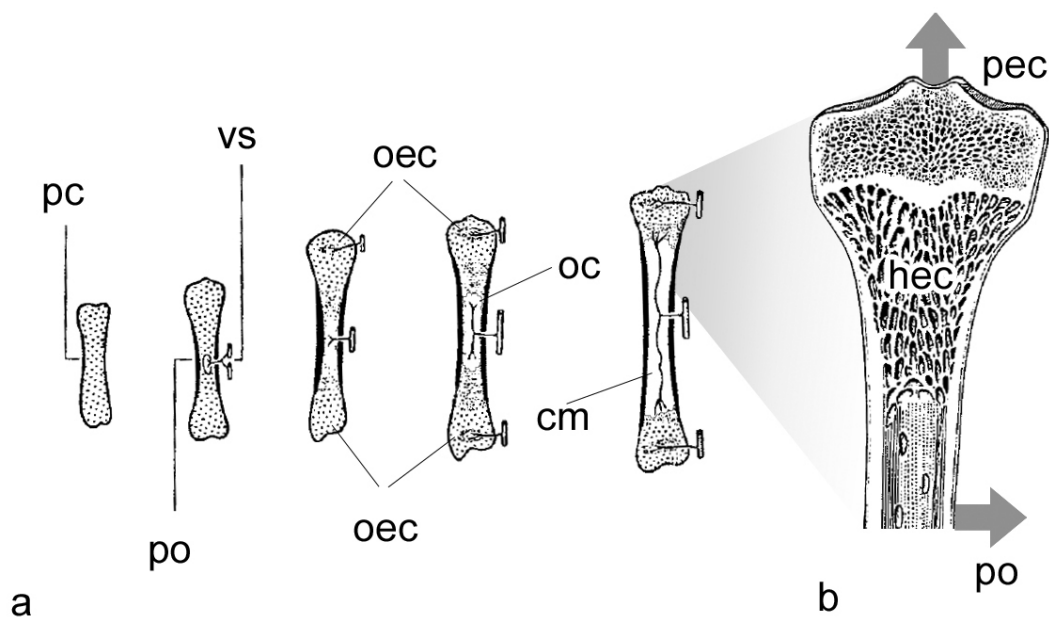


Figura 5.3. A: Crecimiento de un hueso largo a partir de un precursor de cartilago (pc). Con la penetración de un vaso sanguíneo (vs) en la diáfisis del elemento empieza la osificación en un periostio (po) y la osificación endocondral (oec) en los pericondrios situados en las epífisis. Por su parte, la actividad de los osteoclastos (oc) desmantelando el núcleo del precursor de cartilago da lugar a la cavidad medular (cm). B: detalle del cono de pericondrio y la trabécula formada por la osificación endocondral en su núcleo. Externamente, el hueso crece longitudinalmente por la actividad del pericondrio (pec), y en grosor debido a la actividad del periostio.

Algunos animales que crecen rápido muestran un tejido compuesto que les permite dejar huecos, formando una red. En su inicio, se deposita hueso fibroso en los intersticios de los canales vasculares, formando una red. Posteriormente, alrededor del canal vascular se deposita un periostio (Figura 5.4). Una vez el animal alcanza mayor tamaño, un hueso poroso puede ser un problema, por lo que los canales vasculares se rellenan con la llegada de nuevos osteoblastos (Figura 5.4). Este proceso es más lento, por lo que el hueso se deposita organizado. El tejido óseo resultante es el llamado hueso fibro-lamelar. El relleno del canal vascular con hueso lamelar forma las osteonas (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

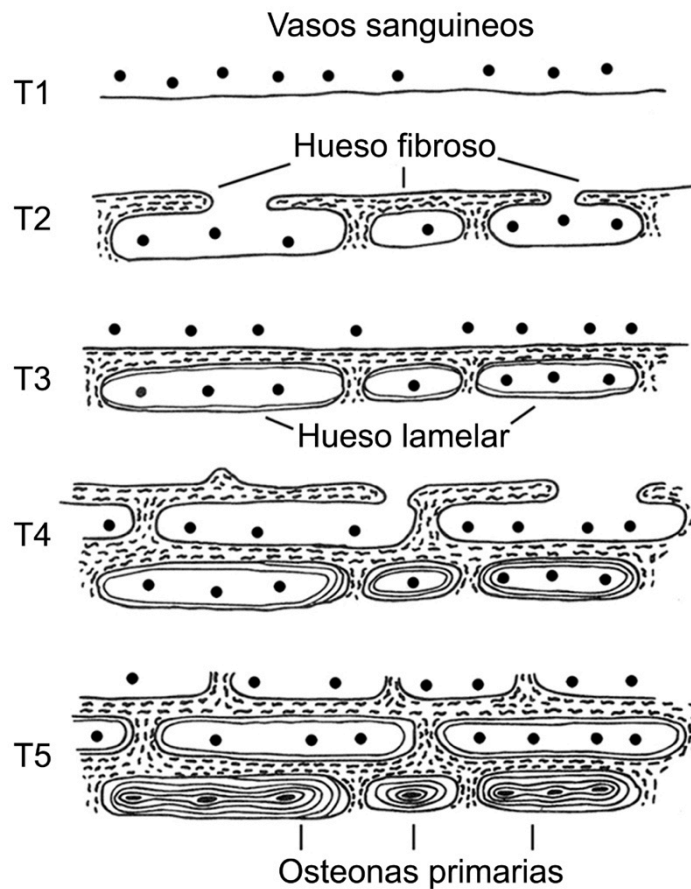


Figura 5.4. Esquema del crecimiento del hueso fibrolamelar (FLB). En el primer paso (T1) se observa el osteoide y los vasos sanguíneos. A partir del T2, se produce el crecimiento de un tejido óseo altamente poroso formado por hueso fibroso de formación rápida y sin ninguna dirección preferencial. A partir del T3, se depositan en los canales vasculares capas de hueso lamelar, compactando el hueso y dando lugar a las osteonas primarias (T5). Modificado de Sander *et al.* (2011).

Este tipo de tejido óseo es típico de animales con crecimiento rápido y que alcanzan grandes tamaños, como los mamíferos o los dinosaurios. A través del microscopio petrográfico, los dos tipos de hueso se pueden diferenciar mediante su birrefringencia, apareciendo el hueso fibroso con tonos rosados y el lamelar variando de amarillo a azul.

Sobre esta red aparecen las osteonas secundarias (Figura 5.4) cortando la estructura primaria, de modo que se pueden reconocer fácilmente mediante los cortes o **líneas de erosión** (ver formación de hueso secundario en página 170). En ocasiones, algunas

erosiones cerca de la cavidad medular no llegan a llenarse, dejando un entramado semejante a las trabéculas de la osificación endocondral. Se les llama trabéculas secundarias (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990). Cuando la remodelación llega a ocupar prácticamente todo el córtex, hablamos de hueso secundario o hueso haversiano (Figura 5.5). Si bien hemos estado describiendo el crecimiento de un hueso fibrolamelar laminar, también puede haber un crecimiento radial. Incluso puede darse el caso de que aparezca una mezcla de ellos, pasando a ser llamado hueso fibrolamelar plexiforme.

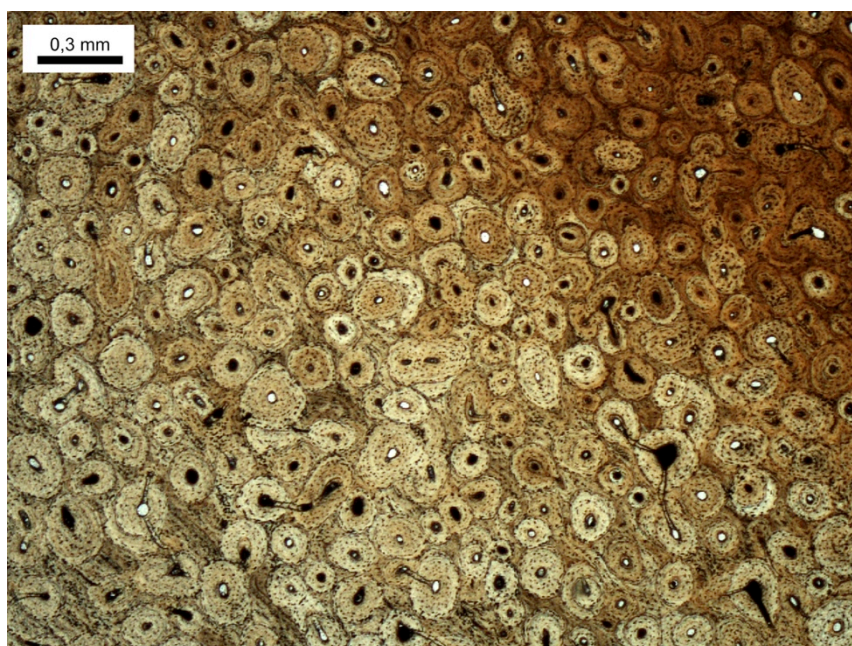


Figura 5.5. Vista al microscopio de hueso haversiano de hadrosaurio. La remodelación llega a ocupar la totalidad del córtex.

Este hueso fibrolamelar no siempre suele presentar líneas de crecimiento pausado (LAG), que son más abundantes en hueso lamelar-zonal, típico de animales con crecimiento lento. No obstante, muchas veces estas aparecen tanto en esqueleto apendicular como axial, demostrando cierta estacionalidad en el crecimiento. Cuando el animal alcanza el tamaño adulto definitivo, la vascularización del periostio disminuye y la aposición se ralentiza, pudiendo llegar a detenerse. Esto queda patente en la microanatomía en forma de unas LAG cada vez más cercanas entre si y con vascularización menos abundante (ver siguiente apartado).

Estudios de crecimiento e historia de vida

Los estudios sobre historia de vida basados en la Paleohistología tratan de responder si hay una relación entre el tamaño, la madurez y la histología. Se parte siempre de la misma hipótesis nula: en una muestra de huesos de diferente tamaño pertenecientes a un mismo taxón, los pequeños se consideran los más jóvenes y, por lo tanto, mostrarán un tejido óseo más joven.

Como el tamaño, forma y disposición de los espacios refleja el sistema vascular en el hueso vivo, la transición del tipo infantil al adulto, a través del juvenil, documenta una disminución del volumen y creciente organización del sistema vascular durante la ontogenia. También registra una disminución en la tasa de crecimiento, más concretamente la tasa de deposición ósea. A nivel subvascular, este mismo decrecimiento en la tasa de crecimiento también se documenta por el incremento de hueso lamelar y la disminución de hueso fibroso (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Ricqlès *et al.*, 1991), el aumento en número e intensidad de generaciones de osteocitos en las osteonas primarias, y el mayor aplanamiento de las lagunas de estos (Francillon-Vieillot *et al.*, 1990).

En las ocasiones en que queda registro de las pausas anuales de crecimiento en forma de LAG, se pueden llegar a contar generaciones anuales de crecimiento óseo, de modo que se puede llegar a estimar la edad del individuo. Por citar un ejemplo, en el estudio de los saurópodos de Tendaguru únicamente se usaron líneas de crecimiento (Sander, 2000), tanto en forma de las típicas LAG, como en las llamadas “líneas de pulido” (*polish lines*, Sander, 2000) (Figura 5.6). Las LAG se encuentran normalmente en el córtex más externo de los huesos largos de gran tamaño, donde están cercanamente espaciadas y situadas en hueso lamelar-zonal. Asumiendo deposición anual, registran el número de años que vivió el animal tras dejar de crecer a mayor velocidad. No obstante, las LAG aparecen raramente en tejido fibrolamelar adulto, irregularmente espaciadas, como en algunos huesos de *Barosaurus*, *Giraffatitan* y *Janenschia* (Sander, 2000). Sin embargo, si la remodelación cortical es abundante, este número aparecerá reducido, lo que deberá tomarse como una “edad mínima”. Las líneas de crecimiento son la fuente de datos estándar para la asignación de edad en tetrápodos actuales (Castanet & Smirina, 1990; Castanet *et al.*, 1993; Klevezal, 1996) y se han usado con éxito en fósiles (Sander, 1990).

Las “líneas de pulido” son potencialmente más informativas, aunque tampoco abundan tanto (Sander, 2000). Su espaciamiento sugiere también un desarrollo anual y registran la historia de vida de modo cuantitativo. Para su observación, se usa un microscopio de luz incidente con dos técnicas diferentes de iluminación: estándar oblicua, que muestra el color normal de la sección; e iluminación vertical con la fuente situada muy cerca del eje óptico del microscopio. Esto crea un reflejo en la superficie pulida, cuya imagen resultante provee información sobre la reflectividad superficial.

Cuando las LAG llegan a estar muy próximas y la vascularización desaparece, se considera que el animal ha alcanzado su crecimiento máximo. A este complejo se le denomina “Sistema Externo Fundamental” (EFS, *External Fundamental System*) y es muy útil para saber si el individuo que estudiamos era maduro o aun estaba creciendo (Figura 5.7). Este tejido registra una dramática disminución en el crecimiento de una magnitud o más, apuntando a casi un cese del crecimiento en la circunferencia del hueso, aunque cierto crecimiento en longitud todavía fuese posible (Rimblot-Baly *et al.*, 1995). Dado que este complejo aparece en las capas más externas del córtex, se recomienda tener especial cuidado al manejar los huesos para evitar el desgaste y erosión superficial. La ausencia de un EFS cuando el hueso no muestra una superficie bien conservada no debe excluir totalmente la posibilidad de que la ausencia de esta delgada capa se debiera a efectos *post-mortem* (Sander, 2000).

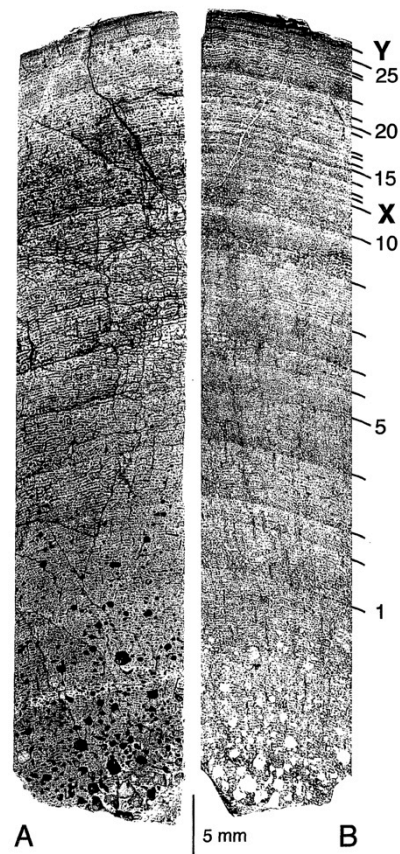


Figura 5.6. Fotografías de la misma sección pulida de *Janenschia* tomada de Sander (2000). En A aparece con iluminación normal, mientras que en B aparece con iluminación reflejada. En el reflejo se observan numerosas líneas de pulido, que en muchos casos coinciden con las LAGs vistas con iluminación corriente.



Figura 5.7. Detalle del Sistema Externo Fundamental en la vista a microscopio de RD-10-441.

La madurez sexual es el evento más importante en la vida de un individuo que puede llegar a observarse microscópicamente. Biológicamente, representa un cambio en la inversión de energías, que pasa de ser totalmente invertida en el crecimiento a ser invertida en la reproducción. Ello conlleva una ralentización del crecimiento. Representando la masa corporal de un individuo en el tiempo, se obtiene una curva cuyo punto de inflexión matemático representa el momento en que disminuye la tasa de crecimiento y, por lo tanto, la madurez sexual (Figura 5.8). En el caso de taxones fósiles, en algunos casos se puede llegar a estimar el momento de esta madurez sexual representando el espaciado entre LAG gráficamente y localizando el punto de inflexión. No obstante, como hemos dicho, hay veces que no aparecen LAG, y otras, la remodelación las destruye casi por completo. ¿Qué se hace en esos casos?

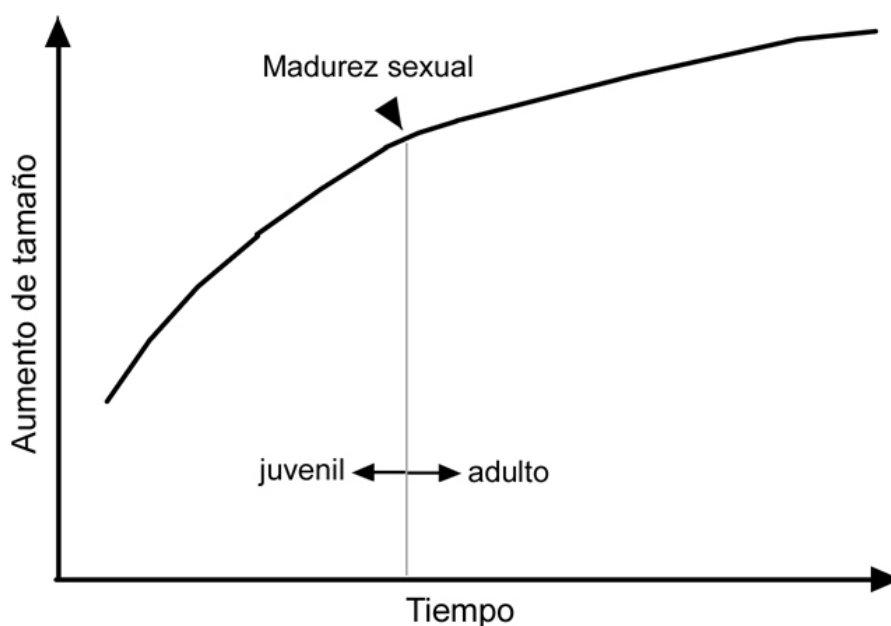


Figura 5.8. Representación gráfica del aumento de tamaño en el tiempo. La flecha marca el punto de inflexión en el que se deja de invertir toda la energía en crecer y se empieza a dedicar a la reproducción, momento que se ha identificado con la madurez sexual. Los estados anteriores a este punto se consideran previos al estado adulto, mientras que el primer estadio de adulto comienza con la llegada de esta madurez sexual. Modificado de Sander (2000).

Estadios ontogenéticos

A falta de líneas de crecimiento, que no son especialmente abundantes en fémures de saurópodos, por ejemplo, se ha optado por determinar diferentes estadios de desarrollo a través de su microanatomía. En general estos estadios se basan en los definidos para amniotas actuales partiendo de un estadio de neonato-embrión y pasando por estadios de cría (o polluelo), juvenil, sub-adulto y adulto (Sander *et al.*, 2011). En ocasiones, algunos autores no consideran un estadio de cría, y en otras ocasiones, se añade un último estadio viejo o senescente. Los cambios que experimenta la histología a lo largo de la ontogenia al pasar por esas etapas se han usado para definir unos estadios ontogenéticos histológicos (HOS, *histologic ontogenetic stages*, Klein & Sander, 2008).

En general el hueso "infantil" se caracteriza por espacios de canales vasculares grandes y de forma irregular, ordenados en un patrón reticular o plexiforme, de modo muy semejante al descrito en embriones. Los "juveniles", por otro lado, aun retienen los espacios grandes, aunque se muestran alargados y paralelos a la superficie del hueso con un patrón laminar. El hueso "adulto" también presenta el patrón laminar, pero los espacios son considerablemente menores.

En *Maiasaura*, Horner *et al.* (2000) definieron seis estadios basándose tanto en su histología como en las características macroscópicas de los huesos: polluelos pequeños (*small nestlings*), polluelos mayores (*large nestlings*), juveniles inmaduros (*early juveniles*), juveniles maduros (*late juveniles*), sub-adultos y adultos. Hübner (2010) en su estudio de la ontogenia de *Dysalotosaurus* considera embrión-neonato, juvenil inmaduro, juvenil maduro, sub-adulto inmaduro y adulto sexualmente maduro. Los tireóforos aun han sido poco estudiados hasta la fecha desde un punto de vista paleohistológico. Redelstorff y Sander (2009) estudiaron el crecimiento de *Stegosaurus* a partir de huesos largos y elementos de la cintura, y describieron tres estadios en su muestra de individuos: sub-adulto, adulto I y adulto II, pero en la muestra de estos autores no aparecen huesos pertenecientes a individuos más jóvenes.

En saurópodos, Klein y Sander (2008) definieron 13 HOS y 7 tipos de tejido basados en los cambios del hueso fibrolamelar laminar y el grado de remodelación por

osteonas secundarias. En su posterior trabajo de recopilación, Sander *et al.* (2011) consideran 14 HOS, añadiendo un estado de senescencia. La existencia de más estadios que tipos de tejido óseo se debe a que la transición entre los tipos de tejido es gradual, y en un mismo individuo en un estadio concreto pueden verse transiciones de uno a otro. Los tipos de tejido se detallan en la tabla 5.1, y los estadios en la tabla 5.2.

Tipo de tejido	Descripción
A	Hueso embrionario, no laminar.
B	FLB dominado por hueso fibroso. Muchos canales vasculares grandes e irregularmente circulares. Sin desarrollo de osteonas primarias, sólo una delgada capa de hueso lamelar rodea los canales vasculares.
C	FLB con todavía mucha densidad de canales vasculares con borde más redondeado. Los canales vasculares empiezan a alinearse de manera laminar y aparecen las osteonas primarias.
D	Aumento de hueso lamelar en las osteonas, canales vasculares ligeramente menores que en C. Presencia de casos de vascularización vermiforme o reticular. Primeras osteonas secundarias cerca de la cavidad medular. Rara vez aparecen líneas de crecimiento.
E	Canales vasculares menores que D debido al aumento de hueso lamelar. Las osteonas secundarias invaden el córtex hasta la mitad. Rara vez aparecen líneas de crecimiento.
F	Disminución significativa de la vascularización. Las osteonas primarias están prácticamente llenas de hueso lamelar. Posible presencia de líneas de crecimiento. Remodelación muy patente, hasta dos tercios del córtex primario. Puede llegar a aparecer un EFS.
G	Remodelación casi al completo del córtex primario por osteonas secundarias.

Tabla 5.1. Descripción de los 7 tipos de tejido óseo desde un punto de vista ontogenético. Modificado de Klein & Sanders (2008).

Tipo ontogenético de tejido óseo	Estadio Ontogenético Histológico	Estadio Ontogenético Biológico
Córtex compuesto por tipo A.	HOS 1	Embrión
Córtex compuesto principalmente por tejido A , presencia de B en el córtex exterior.	HOS 2	Neonato
Córtex compuesto principalmente por tejido B, restos de tejido A en el interior	HOS 3	Polluelo
Córtex compuesto principalmente por tejido B, presencia de C en el córtex exterior.	HOS 4	Polluelo a juvenil
Córtex compuesto principalmente por tejido C, restos de tejido B en el interior	HOS 5	Juvenil
Córtex compuesto principalmente por tejido C, presencia de D en el córtex exterior.	HOS 6	Juvenil a subadulto
Córtex compuesto principalmente por tejido D, restos de tejido C en el interior.	HOS 7	Subadulto
Córtex compuesto principalmente por tejido D, presencia de E en el córtex exterior.	HOS 8	Madurez sexual
Córtex compuesto principalmente por tejido E, restos de tejido D en el interior.	HOS 9	Adulto I

Córtex compuesto principalmente por tejido E, presencia de F en el córtex exterior.	HOS 10	Adulto I a II
Córtex compuesto principalmente por tejido F, restos de tejido E en el interior.	HOS 11	Adulto II
Córtex compuesto principalmente por tejido F, presencia de EFS.	HOS 12	Adulto II a III
Córtex compuesto principalmente por tejido G, prácticamente remodelado por osteonas secundarias.	HOS 13	Adulto III
Córtex prácticamente remodelado con varias generaciones de osteonas.	HOS 14	Senescente

Tabla 5.2. Tabla con los 24 estadios ontogenéticos histológicos (HOS), su equivalente biológico, y los tejidos que los caracterizan. Modificado de Klein & Sander (2008); Sander *et al.* (2011) y Stein *et al.* (2010).

Recientemente, se han realizado estudios que ponen de manifiesto la importancia de las costillas en los estudios paleohistológicos. Si bien siempre han sido poco estudiadas por ser huesos poco diagnósticos, su crecimiento particular (mayoritariamente en longitud hacia los extremos, sobre todo en el distal, y en anchura en la diáfisis) establece que sean elementos potencialmente interesantes para su muestreo (Figura 5.9). Para poder estudiar la historia de vida, se debe muestrear el extremo más proximal de la diáfisis, ya que es el que puede contener la mayor parte de crecimiento registrado (Sander *et al.*, 2011).

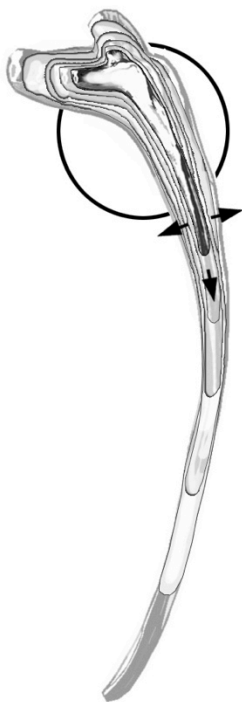


Figura 5.9. Esquema del crecimiento de una costilla, lo que convierte a estos elementos poco diagnósticos en un objeto de interés para conocer el crecimiento de dinosaurios. Las flechas representan las direcciones de crecimiento del hueso, mientras que la circunferencia marca la parte que conserva más tejido joven y líneas de crecimiento.

5.1.2. Antecedentes en paleohistología de saurópodos

Los estudios paleohistológicos en huesos de saurópodos pueden arrojar luz sobre la historia de vida (como la edad de madurez sexual o longevidad del individuo en cuestión) así como la naturaleza del metabolismo de estos gigantes. Siguiendo el trabajo pionero de Ricqlès, se han ido acumulando trabajos sobre histología de huesos fósiles de dinosaurio en la literatura, algunos de los cuales pertenecen específicamente a saurópodos. Ricqlès (1968) puso de manifiesto que los saurópodos (en concreto, *Lapparentosaurus*, aunque llamado en su momento *Bothriospondylus*) se caracterizaban por abundante hueso fibrolamelar, una rara excepción en reptiles pero habitual en mamíferos y aves. Posteriores estudios (Curry, 1999; Sander, 2000; Sander *et al.*, 2004; Curry & Erickson, 2005; Klein & Sander, 2008) confirmaron que este tejido laminar fibrolamelar bien vascularizado era muy común en saurópodos. Este tipo de tejido (como ya se ha explicado en el apartado 5.1.1.) refleja un crecimiento continuo y acelerado, lo que permitiría a estos animales alcanzar tamaños gigantes con relativa rapidez (Sander *et al.*, 2004; Sander & Clauss, 2008). Ya en su trabajo pionero, Ricqlès (1968) apuntó la posibilidad de que esto representara una tasa metabólica más elevada que la típica de los reptiles, e incluso un metabolismo homeotérmico. No obstante, posteriores estudios de huesos de algunos saurópodos (Ricqlès, 1983; Reid, 1981, 1990; Sander, 2000; Sander & Tückmantel, 2003; Sander *et al.*, 2006) notaron la presencia de algunos ciclos de crecimiento de hueso y líneas de crecimiento (LAG), sobre todo en la periferia del córtex. Esas estructuras se forman en animales actuales como resultado de crecimiento cíclico y son particularmente comunes en taxones ectotérmicos. Estas y otras evidencias histológicas sugirieron que los saurópodos (y probablemente el resto de dinosaurios) tendrían un metabolismo intermedio, ni típicamente reptiliano ni típicamente aviano (ver Ricqlès, 1980; Reid, 1990, 1997a; Chinsamy, 1994; Chinsamy & Dodson, 1995; Rimblot-Baly *et al.*, 1995; Farlow *et al.*, 1995; Farlow & Brett-Surman, 1997; Padian, 1997). Dichas modulaciones y LAG (Ricqlès, 1983) han sido también observadas repetidamente en diversos dinosaurios (ver revisión hecha por Reid, 1990) y aves primitivas (Chinsamy *et al.*, 1995) así como ocasionalmente en grandes mamíferos (Klevezal, 1996).

En las últimas dos décadas han aumentado los estudios sobre la histología ósea de saurópodos, entre ellos los saurópodos de Tendaguru (Sander, 2000), o los saurópodos enanos *Europasaurus* (Sander *et al.*, 2006) y *Magyarosaurus* (Stein *et al.*, 2010). El estudio de

Sander (2000) sobre histología en los saurópodos del Jurásico Superior de Tendaguru concluyó que todos ellos mostraban diferentes patrones en las diáfisis de húmero y fémur, indicativos de poseer diferencias en sus estrategias de crecimiento e historia de vida. No obstante, comparten una serie de características histológicas, como la notable abundancia de hueso primario fibrolamelar en el córtex, y el generalmente bajo grado de remodelación ósea por erosión y deposición secundaria.

La presencia de un hueso con el córtex totalmente remodelado, o hueso haversiano (tipo G de Klein & Sander, 2008; ver tabla 5.1) es una característica que se ha observado únicamente en los ejemplares más grandes (y, aunque no necesariamente, los más viejos) de neosaurópodos basales y macronarios basales (Curry, 1999; Sander, 2000; Klein & Sander, 2008; Stein *et al.*, 2010) hasta la fecha. Debido a ello, se ha tomado siempre como un signo de madurez en saurópodos (Klein & Sander, 2008; Stein *et al.*, 2008; Benton *et al.*, 2010). El caso de los titanosaurios es el más extremo, llegando a una completa remodelación del córtex con varias generaciones de osteonas en estadios anteriores (Klein *et al.*, 2006; 2009; Woodward & Lehman, 2009; Klein & Sander, 2008; Stein *et al.*, 2010; Company, 2010).

Contrastando hipótesis de enanismo

Sander *et al.* (2006) estudiaron un saurópodo europeo de pequeño tamaño, *Europasaurus holgeri*, del que se hallaron restos de hasta 11 individuos, a los que se les calculó un tamaño de entre 1,7 a 6,2 m (Sander *et al.*, 2006). En total, cuatro características de la histología cortical demostraron que los ejemplares de *Europasaurus* varían desde juveniles hasta adultos con crecimiento detenido: (1) sólo los individuos de tamaño medio-grande muestran líneas de crecimiento marcadas (LAG) cuyo espacio entre ellas va disminuyendo hacia la superficie, mostrando que el crecimiento va disminuyendo su tasa; (2) sólo el ejemplar mayor mostraba signos de haber detenido su crecimiento; (3) la vascularización decrece desde los ejemplares más pequeños hacia los mayores, paralelamente a una organización mayor de esta vascularización; y (4) la remodelación haversiana aumenta con los individuos de mayor tamaño, hasta presentar varias osteonas secundarias en el individuo mayor.

Más recientemente todavía, se realizaron análisis histológicos a los restos del saurópodo titanosaurio *Magyarosaurus dacus* de Rumania, del que se sospechaba que podía tratarse de un saurópodo enano (Weishampel *et al.*, 1991; Le Loeuff, 1993). De este titanosaurio, por suerte, también se han recuperado huesos de diversos tamaños. No obstante, la existencia de un titanosaurio de mayor tamaño en los depósitos de la misma edad, *Magyarosaurus hungaricus* (Huene, 1932), planteaba la posibilidad de que se tratase de individuos juveniles. El análisis histológico, de nuevo, confirmó que se trataba de un taxón enano.

Un tejido óseo titanosauriano

La microanatomía de *Magyarosaurus* muestra el mismo patrón que parece típico de titanosaurios, llegando a la remodelación completa del córtex sin necesariamente haber dejado de crecer (Klein *et al.*, 2006; 2009; Woodward & Lehman, 2009; Klein & Sander, 2008; Stein *et al.*, 2010). Comparados con otros neosaurópodos más basales, como *Apatosaurus*, su tasa de remodelación es mucho mayor lo cual se ha explicado como un probable efecto de procesos peramórficos continuos en Sauropodomorpha (Sander, 2000; Woodward & Lehman, 2009; Ham, 1951). Esta remodelación extrema pudo haber ofrecido alguna ventaja biomecánica para aumentar su masa corporal, a pesar de tratarse de saurópodos con huesos de las extremidades especialmente gráciles (Wilson & Carrano, 1999). En neosaurópodos no titanosaurios únicamente se llega a observar esta remodelación extrema en individuos senescentes (Curry, 1999; Sander, 2000). Esta propuesta de un tejido típico de los titanosaurios se ha ido consolidando con estudios histológicos recientes de otros titanosaurios como *Lirainosaurus* (Company, 2010).

5.2. Material y métodos

5.2.1. Terminología

La terminología de histología ósea empleada es la revisada por Francillon-Vieillot *et al.* (1990) con añadidos de Sander (2000). Desde el trabajo de Sander se reconocen dos tipos de líneas de crecimiento, las líneas de crecimiento detenido o ralentizado (LAG) (Castanet, 1974; Francillon-Vieillot *et al.*, 1990; Castanet *et al.*, 1993) y una peculiar marca de crecimiento para el que Sander (2000) usa el término informal de "*polish lines*" dado el proceso que las hace visibles. En segundo lugar, la gran muestra, incluyendo series de crecimiento, permitió la observación de variación presumiblemente relacionada con la edad y el tamaño, siendo descritos con terminología ontogenética. Tras una detallada descripción y definición, Sander (2000) usa términos simples como "hueso juvenil" en vez del término correcto "hueso laminar fibrolamelar con grandes espacios" para simplificar la discusión. Además, las implicaciones biológicas de esta terminología están justificadas, de modo que se tenderá a simplificar la referencia a los tejidos óseos de esta forma. No obstante, para la correcta identificación de cada tipo de hueso, se recurrirá a los estadios descritos por Klein y Sander (2008), que establecen una secuencia alfabética para el tipo de hueso (A a G, de embrionario a totalmente remodelado). Según la abundancia de estos tipos de tejido, estos autores establecen 13 estadios ontogenéticos (HOS, *histologic ontogenetic stages*) de embrión a adulto con el crecimiento detenido y el hueso completamente remodelado (ver tablas 5.1 y 5.2).

5.2.2. Material estudiado

Un total de 15 huesos completos o fragmentarios de *Turiasaurus* y otros dinosaurios fueron procesados para un análisis histológico (tabla 5.3). En el caso de los proximales de costillas y diáfisis media de huesos largos de pequeño tamaño, se cortó toda su sección para obtener diversas muestras. En los casos posibles, se seleccionaron puntos homólogos para una comparación más correcta (Curry, 1999; Sander 2000; Chinsamy-Turan, 2005; Klein & Sander, 2008). Las secciones delgadas se examinaron con la ayuda de un microscopio petrográfico a 40 y 100 aumentos en luz normal y polarizada.

Cuando fue posible, aplicaron los tipos de tejido y estados ontogenéticos de Klein & Sander (2008). Dado que la muestra de *Turiasaurus* susceptible de estos estudios no es extensa y consiste por ahora sólo en el individuo de Barrihonda-El Humero (se ha descrito la presencia de *turiasaurus* en más yacimientos tanto turolenses como en otros países, pero consisten en restos muy fragmentarios), se incluyeron en el análisis comparativo individuos, tanto miembros de *Turiasauria* (como el saurópodo gigante del yacimiento de San Lorenzo) como otros dinosaurios turolenses (*Dacentrurus armatus*, *Iguanodon galvensis*), cuyo grado de madurez era igualmente interesante de averiguar (ver tabla 5.3).

Sigla	Elemento	Identificación	Yacimiento	Nº láminas
RD-10-450	Proximal costilla dorsal	<i>Turiasaurus riodevensis</i>	RD-10	5
CPT-1190	Frag. Ulna	<i>Turiasaurus riodevensis</i>	RD-10	6
RD-10-441	Proximal costilla dorsal	<i>Turiasaurus riodevensis</i>	RD-10	4
RD-28-1	Fémur	<i>Turiasauria</i> indet.	RD-28	1
RD-28-11	Fíbula	<i>Turiasauria</i> indet.	RD-28	5
Sin sigla	Proximal costilla dorsal	<i>Turiasaurus riodevensis</i>	RD-10	2
BH-B3-39	Frag. Costilla	<i>Turiasaurus riodevensis</i>	RD-10	1
CPT-2547	Proximal costilla dorsal	<i>Dacentrurus armatus</i>	RD-34	4
RD-34-32	Fémur	<i>Dacentrurus armatus</i>	RD-34	7
CT-28-72	Proximal costilla dorsal	<i>Dacentrurus armatus</i>	CT-28	1
SC-2-436	Frag. Tibia	<i>Iguanodon galvensis</i>	SC-2	3
SC-2-458	Diáfisis fémur	<i>Iguanodon galvensis</i>	SC-2	2
SC-2-459	Diáfisis fémur	<i>Iguanodon galvensis</i>	SC-2	2
SC-2-460	Diáfisis indet.	<i>Iguanodon galvensis</i>	SC-2	1
SC-2-461	Diáfisis fémur	<i>Iguanodon galvensis</i>	SC-2	1

Tabla 5.3. Listado de huesos muestreados para el estudio paleohistológico.

5.3. Estudio histológico

5.3.1. Descripción de los tejidos óseos

La observación de las láminas delgadas revela la presencia de tejido óseo primario y secundario. Al parecer, no hay resto alguno de tejidos juveniles, lo cual concuerda con la morfología externa de los huesos, con características adultas. El gran tamaño, aunque no debe ser tomado como referencia a la hora de estimar la madurez, también sugiere un estado ontogenético post-juvenil.

Todas las láminas realizadas muestran un gran desarrollo de la remodelación secundaria, llegando a formar un complejo hueso haversiano, que en ocasiones borra por completo el hueso primario. En ocasiones, de este hueso primario quedan las capas más externas del hueso, y más internamente, en los intersticios de las osteonas secundarias. En las capas externas de hueso primario, aparece una laminación de este, con una distancia muy pequeña entre estas deposiciones, y con vascularización ausente (Figura 5.10, arriba). Este complejo se identifica con el llamado “Sistema Externo Fundamental” o EFS (*External Fundamental System*) y documenta la madurez esquelética y el cese de crecimiento en todos los tetrápodos (Cormack, 1987; ver Chinsamy-Turan, 2005). En aquellos lugares en que se desarrolla un hueso haversiano, sucesivas generaciones de osteonas secundarias llegan a superponerse (Figura 5.10, centro). Las osteonas secundarias tienden a ser de mayor tamaño que las primarias, y contienen un mayor número de capas de hueso lamelar depositado centrípetamente.

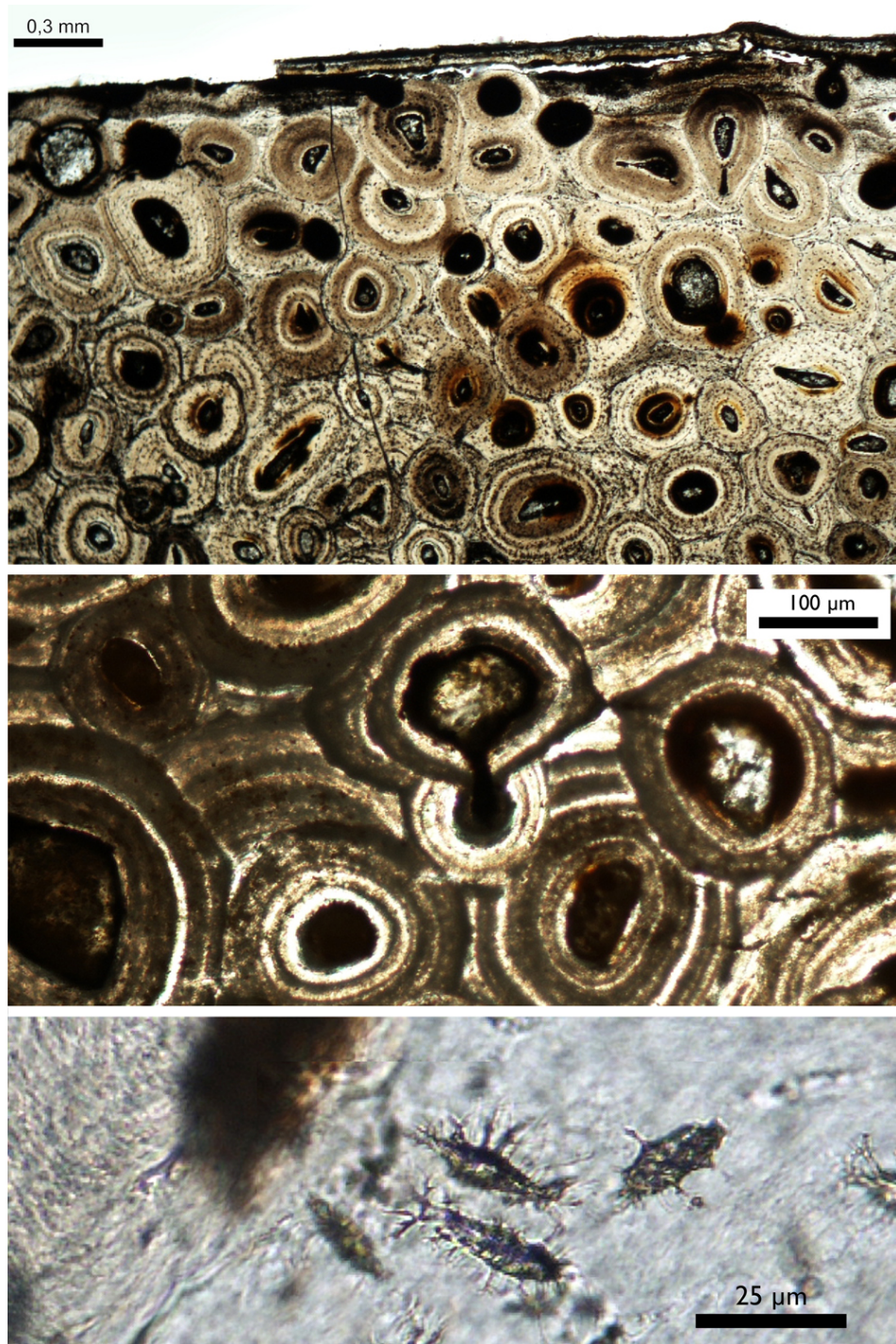


Figura 5.10. Láminas delgadas del fragmento proximal de la costilla RD-10-450 de *Turiasaurus riodevensis*. Arriba, una vista de la parte exterior del córtex, en la que se aprecia que las osteonas secundarias llegan hasta la superficie. En el centro, un detalle de las osteonas secundarias, superponiéndose varias generaciones dando lugar a un tejido óseo haversiano. Debajo, detalle de las lagunas de los osteocitos a 400 aumentos, permitiendo observarse los canalículos que mantienen la conexión entre ellos.

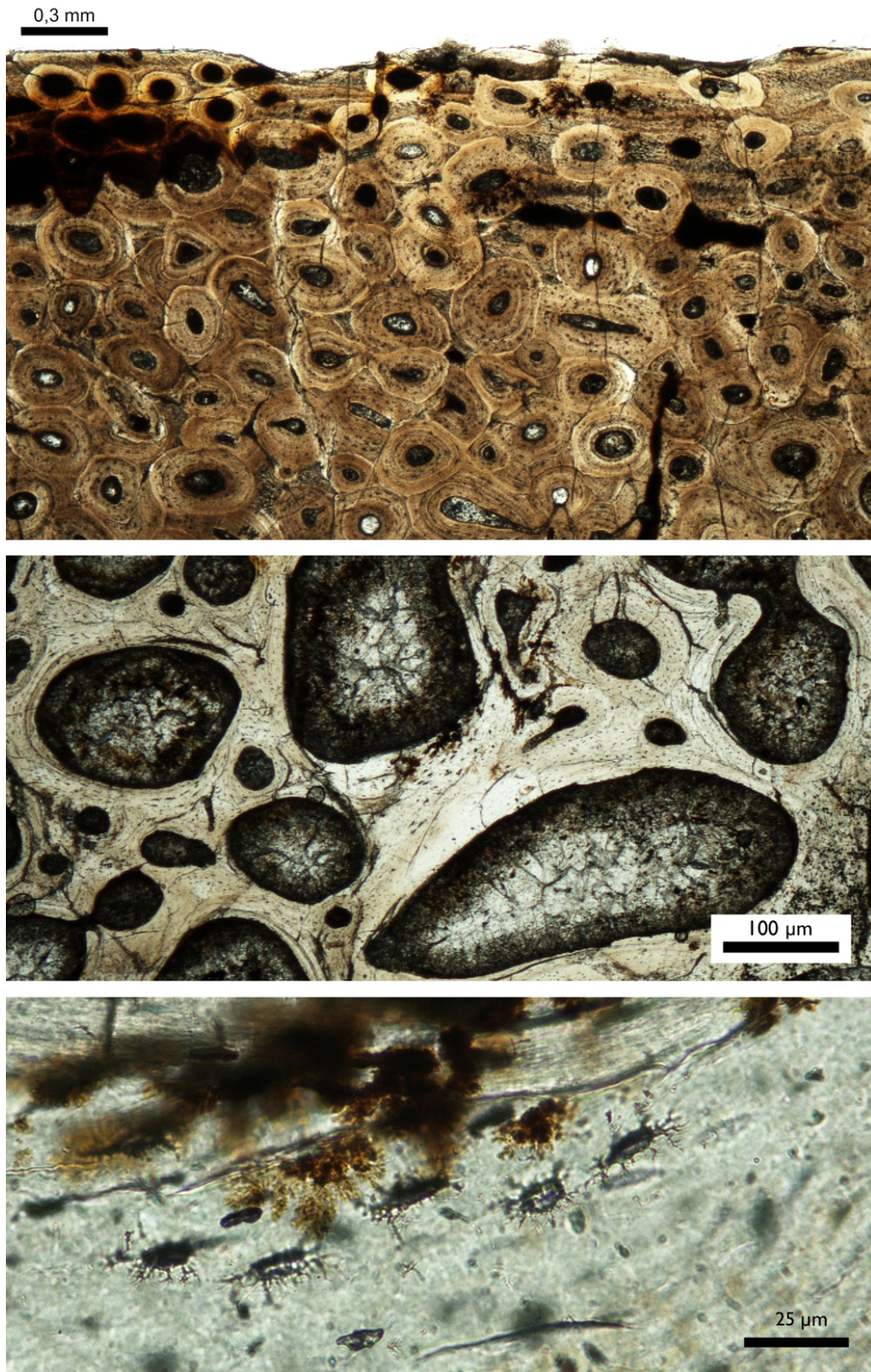


Figura 5.11. Láminas delgadas de la diáfisis de ulna CPT-1190. Arriba, parte exterior del córtex. Centro y debajo, lagunas de osteocito a diferentes aumentos.



Figura 5.12. Parte exterior del córtex de la epífisis proximal de la costilla RD-10-441. En ella aun se observan restos del hueso primario, cortado en todo el córtex por osteonas secundarias y un sistema externo fundamental en su superficie.

Microanatomía del saurópodo de San Lorenzo

Tanto las láminas delgadas del fémur (RD-28-1) como de la tibia (RD-28-11) muestran un gran desarrollo de la remodelación secundaria, llegando a formar un complejo hueso haversiano, que en ocasiones borra por completo el hueso primario. En ocasiones, este hueso primario es todavía visible en las capas más externas del hueso, y más internamente, en los intersticios de las osteonas secundarias. En las capas externas de hueso primario, aparece una laminación de este, con una distancia muy pequeña entre estas deposiciones, y con vascularización ausente, semejante al Sistema Externo Fundamental, aunque la superficie es más irregular, sobre todo en el caso de la tibia. La remodelación por varias generaciones de osteonas tiene un aspecto más irregular que en el caso de *Turiasaurus riodevensis*.

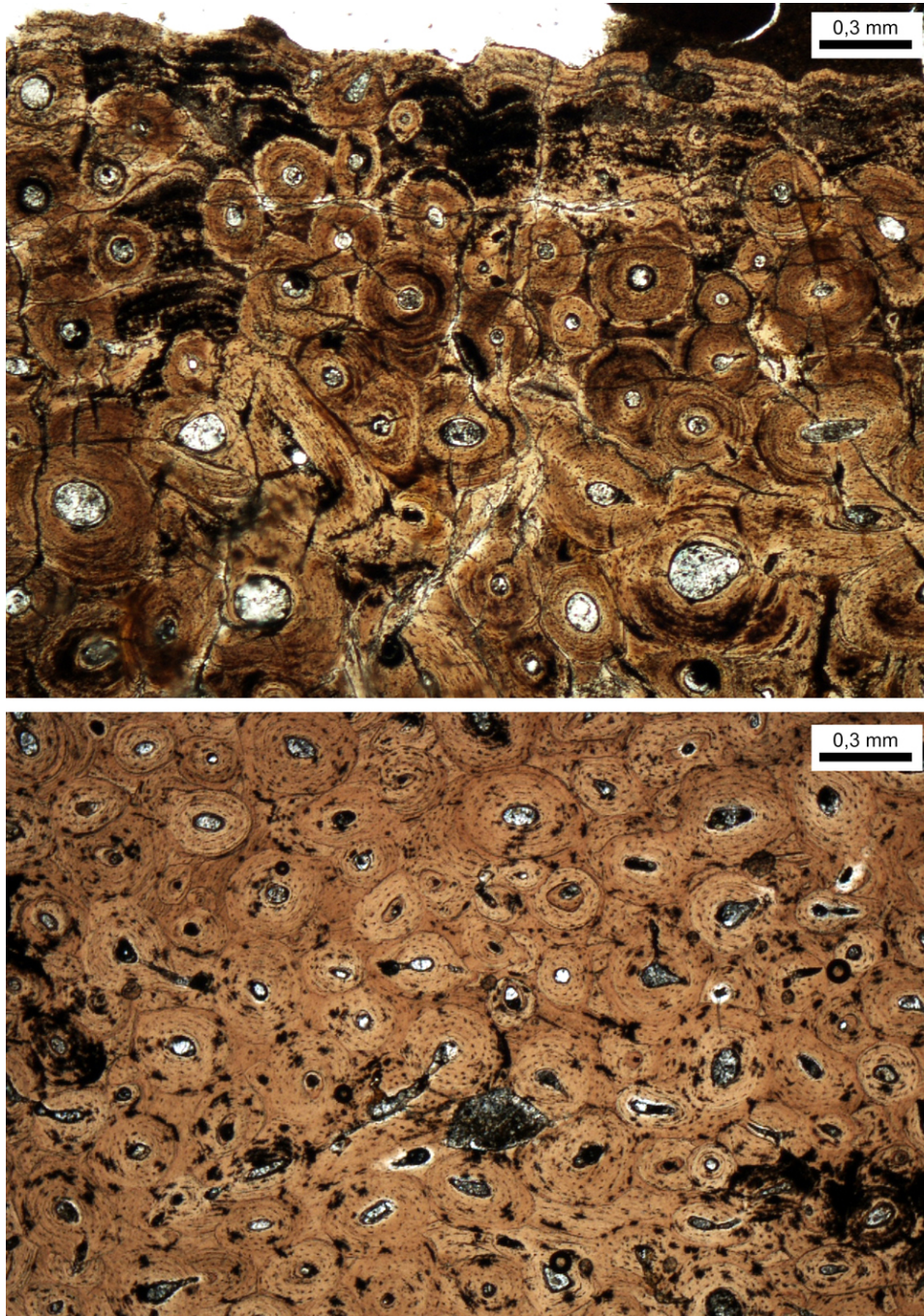


Figura 5.12. Imagen al microscopio de la diáfisis de la ulna (RD-28-11) del saurópodo de San Lorenzo. En ella se observa una superficie rugosa y la presencia de líneas muy cercanas entre si y sin vascularización, representando el EFS. La remodelación a base de osteonas secundarias es muy patente. Debajo, una vista del córtex de la diáfisis del fémur (RD-28-1) muestra la remodelación extrema con varias generaciones de osteonas secundarias.

5.3.2. Estimación del grado de madurez

a) Tejido óseo tipo cría

Del yacimiento de San Cristóbal 2 (SC-2) de Galve se han recuperado cientos de huesos de pequeño tamaño, en ocasiones hallados articulados. En un principio se relacionaron con el “hypsilofodóntido” previamente hallado en otro yacimiento de Galve de la misma edad y estudiado por Ruiz-Omeñaca (2006) que posteriormente fue publicado como *Gideonmantellia amosanjuanae* (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2012). Sin embargo, ciertas características derivadas presentes en estos individuos y con cierto parecido a hadrosauriformes basales hicieron plantear la hipótesis de que se tratase en realidad de individuos juveniles de un hadrosauriforme basal (Royo-Torres *et al.*, 2011), probablemente de *Delapparentia turolensis* (Ruiz-Omeñaca, 2010), también hallado en la formación Camarillas de Galve, y que podría ser el taxon representado por el entonces escaso material del yacimiento de San Cristóbal 1 (Royo-Torres *et al.*, 2011), recientemente publicado como perteneciente a la nueva especie *Iguanodon galvensis* (Verdú *et al.*, 2015). Para arrojar luz sobre esta cuestión, se realizaron cortes en diversos huesos aprovechando la abundancia de material, y ahora sirven de material de comparación en este estudio.

El tejido óseo que forma las diáfisis de los huesos largos de estos pequeños individuos es semejante al tejido embrionario y juvenil descrito previamente en mamíferos y ornitodios (Figura 5.13). Este hueso está compuesto por canales vasculares rodeados por una matriz ósea de hueso fibroso indiferenciado, y en ocasiones con hueso primario depositado en el interior de los canales (Francillon-Viellot *et al.*, 1990). El córtex es relativamente grueso, ya que la cavidad medular aun está empezando a diferenciarse. El hueso cortical conserva un aspecto esponjoso, formado por una red de trabéculas entre los canales vasculares. En sección, los canales varían en forma desde irregularmente circular hasta ovalados o aplanados, paralelos a la superficie externa del hueso. Otras veces tienen disposición radial. Esta morfología varía de acuerdo con la región muestreada.

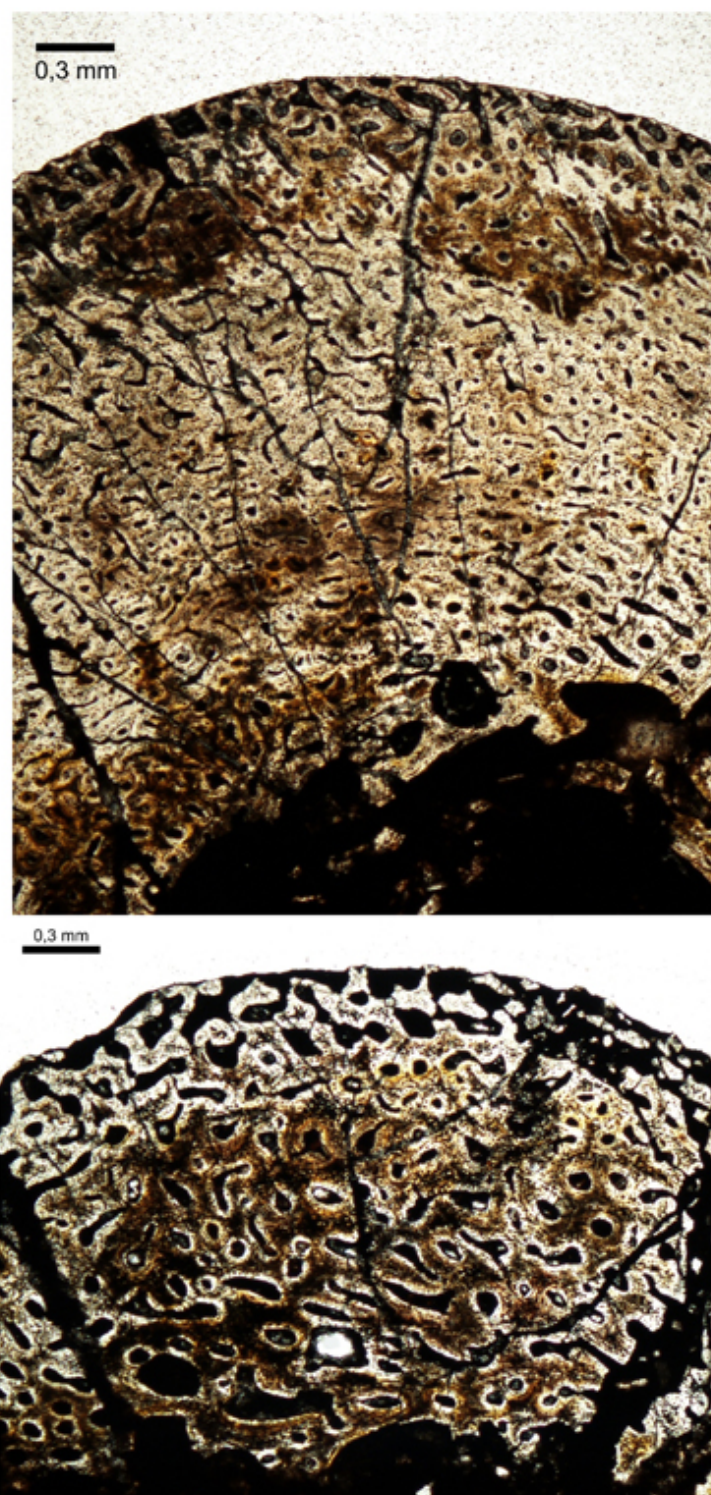


Figura 5.13. Láminas delgadas de una tibia (SC-2-436, arriba) y un fémur (SC-2-458, debajo) pertenecientes a los individuos de *Iguanodon galvensis* de pequeño tamaño del yacimiento San Cristóbal-2 (Galve). La variedad de orientaciones de los canales vasculares, la baja deposición de hueso lamelar en los bordes de los canales, la baja

reabsorción medular y la apertura de los canales vasculares a la superficie del hueso son características de tejidos óseos muy jóvenes.

En este estadio ontogenético, aun hay poca deposición centrípeta en los canales vasculares que de lugar a las osteonas primarias. Esta deposición varía desde estar totalmente ausente hasta tener un desarrollo considerable. Esta variación es semejante a la observada y descrita por Horner *et al.* (2000) en los polluelos mayores de *Maiasaura*. Un tejido equivalente aparece en crías de saurópodo y se ha nombrado como “hueso tipo B” en individuos de los estadios HOS2-4 (Klein & Sander, 2008). Una característica muy clara que demuestra la inmadurez de estos individuos es la apertura de muchos canales vasculares a la superficie externa del hueso, tal y como Bennett (1993) observó en individuos juveniles de *Pteranodon* y Horner *et al.* (2000) describieron en los polluelos pequeños de *Maiasaura*.

La cavidad medular, cuando está presente, es pequeña y muy pobremente definida, con una periferia regular que muestra evidencia de actividad clástica. De hecho, en su periferia se observan trabéculas parcialmente reabsorbidas del hueso interno. Además, trabéculas irregulares en el interior de la cavidad medular pueden contener restos de cartílago calcificado (Reid, 1984, 2012). Estos son los restos de la osificación endocondral que ocurrió en la diáfisis una vez el cartílago original fue invadido por osteoclastos y empezaron a formar la cavidad medular.

En este estado, no se observa hueso secundario en ningún sitio, ni fibras de Sharpey. Sin embargo, el hueso muestra una morfología característica y aparece como bien osificado externamente.

b) Tejido óseo juvenil-subadulto

Se muestrearon individuos del estegosaurio *Dacentrurus armatus* procedentes de los yacimientos de Están de Colón (RD-34) en Riodeva y San Cristóbal (CT-28) en El Castellar. Del primero de ellos se muestreó un fragmento proximal de costilla y una diáfisis de fémur. En cuanto al ejemplar de El Castellar, se muestreó un fragmento proximal de costilla dorsal del único individuo hallado en CT-28.

Los estegosaurios del yacimiento de Riodeva muestran un tejido muy joven. Los

canales vasculares son abundantes y dirigidos longitudinalmente. Además, su ordenación es laminar, mostrando un crecimiento del hueso más o menos uniforme en anchura. En el caso del fémur, no aparece ninguna línea de detención del crecimiento que permita la contabilización de años. Las generaciones de osteonas primarias son muy semejantes entre sí, sin mostrar demasiados cambios de grosor o diferente tasa de deposición de hueso lamelar (Figura 5.14). Tan solo la capa más externa del córtex del fémur muestra unos canales vasculares más anchos, pero parece relacionarse con la alteración del exterior del hueso durante su exposición.

La lámina delgada de la costilla CPT-2547 muestra el mismo tipo de tejido, pero unas líneas de crecimiento marcan la pausa en el crecimiento en al menos tres momentos (Figura 5.14). Las costillas son buenos indicadores del crecimiento, puesto que registran más LAG que los huesos largos, que son más propensos a la remodelación (Sander *et al.*, 2011), de modo que podemos tomar como válido el conteo de líneas de crecimiento, y suponer que no más de dos líneas pueden faltar (ya sea por reabsorción o por que la primera de ellas no se registrase). Por lo tanto, este ejemplar de *Dacentrurus* podría haber tenido entre 4 y 5 años de edad en el momento de morir.

c) Crecimiento y estimación de grado de madurez

De todos los dinosaurios estudiados, los que muestran un tejido más joven son los ornitópodos de San Cristóbal 2 (SC-2) de Galve. Su estructura ósea, con un tejido poco diferenciado y la poca abundancia de deposición de hueso lamelar en las incipientes osteonas demuestran un estado muy inmaduro. Esta microestructura podría ser equivalente a la descrita como “polluelo”, “cría” o “*nestling*” de acuerdo con los estados ontogenéticos descritos por Horner *et al.* (2000) para *Maiasaura*. Estos autores describen dos sub-estados, los “pequeños” y “mayores” (“*small nestlings*” y “*large nestlings*”). Los individuos muestreados de SC-2 parecen tener más características en común con los pequeños, mientras que sólo tienen en común con los mayores el leve incremento de deposición de hueso lamelar alrededor de algunos vasos sanguíneos, formando unas osteonas incipientes.

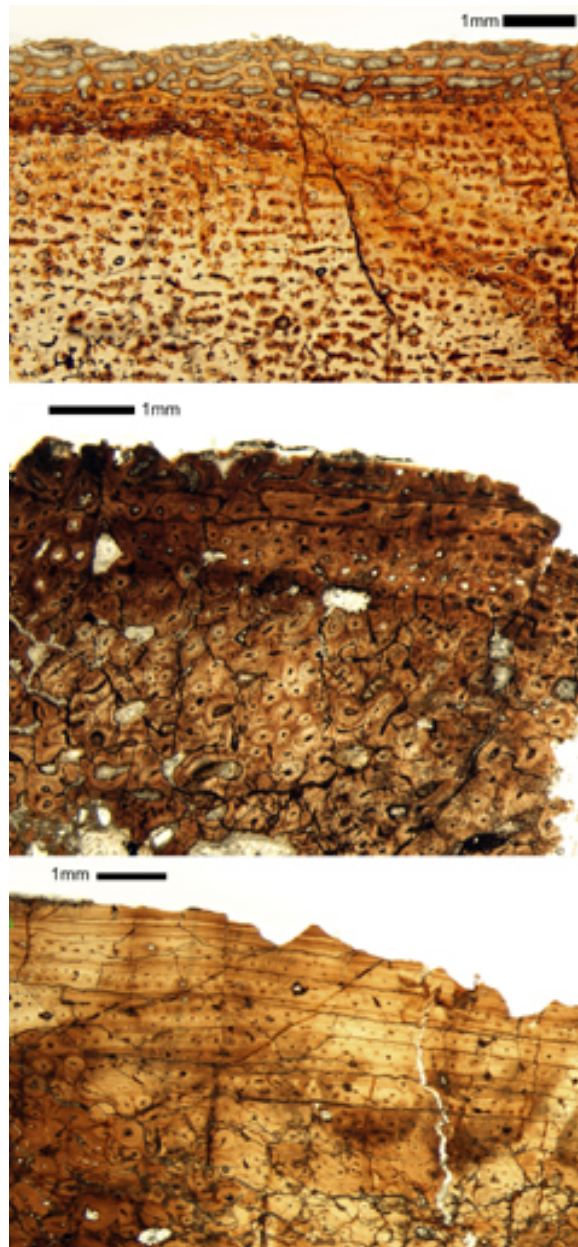


Figura 5.14. Vista al microscopio de varios elementos del estegosaurio *Dacentrurus armatus*. Arriba, vista de la parte exterior del córtex del fémur RD-34-32 de Riodeva, en el que se observa un tejido fibrolamelar laminar típico de un individuo inmaduro en pleno crecimiento. En el centro, la costilla RD-34-38 (CPT-2547) muestra un crecimiento activo y la presencia de al menos 3 líneas de pausa de crecimiento. Debajo, la costilla CT-28-72 muestra hasta 14 líneas, cuyas últimas 5 están muy cercanamente espaciadas y carecen de vascularización, formando un EFS. Las líneas de crecimiento más antiguas sólo son visibles entre las osteonas secundarias, por lo que es muy probable que muchas LAG anteriores hayan sido borradas por esta remodelación.

Horner *et al.* (2000) se basan en estudios previos y determinan que los individuos “mayores” estarían más cerca del año, y los “pequeños” serían los más jóvenes, con sólo unos pocos meses de vida. El grado de madurez de los individuos de *Iguanodon gahvensis*, como ya se ha comentado previamente, es intermedio entre los pequeños y mayores de *Maiasaura*, por lo que cabe esperar que, aplicando esta misma estimación, fuesen polluelos en su primer año de vida. La gran abundancia de vasos sanguíneos y poca diferenciación del tejido óseo ponen de manifiesto que este tipo de tejido joven sería propio de un animal de crecimiento muy rápido.

El fémur de estegosaurio de Están de Colón (RD-34-32) muestra un tejido fibrolamelar digno de un individuo joven en pleno crecimiento. Sin embargo, las generaciones de osteonas primarias se disponen ordenadamente y paralelas al eje principal del hueso, con osteocitos abundantes y una deposición centrípeta alrededor de los vasos sanguíneos. Este tejido corresponde con el denominado como “C”, y dado que aparecen todavía pocas osteonas secundarias, se hablaría de un estadio HOS 5-6, correspondiente a un individuo juvenil a subadulto. El fragmento proximal de costilla CPT-2547 del mismo yacimiento, aunque no asociada al fémur, deja ver 3 líneas de pausa del crecimiento, por lo que, incluso aunque la primera no se hubiese registrado o hubiese desaparecido por reabsorción, se trataría de un individuo igualmente joven, de entre 4 y 5 años de edad.

En comparación con estos tejidos inmaduros, los saurópodos que nos ocupan constituyen los individuos más viejos de toda la muestra. En fuerte contraste con el tejido casi embrionario de los ornitópodos, y con el tejido joven de los estegosaurios, tanto *Turiasaurus* como el saurópodo de RD-28 muestran un tejido adulto plenamente desarrollado, con generaciones secundarias de osteonas que se superponen y, en ocasiones, un EFS bien visible.

De acuerdo con Klen y Sander (2008) y Stein *et al.* (2010), la presencia de un córtex casi remodelado por completo (tejido tipo G) acompañado por la presencia de EFS es característico de las últimas etapas de la historia de vida de los dinosaurios saurópodos. Para este grado de madurez, Klein y Sander adjudican la categoría de HOS-13/14. Se han

descrito casos de remodelación muy desarrollada previa al cese de crecimiento en titanosaurios como *Lirainosaurus* (Company, 2010) en los que se ha interpretado que la tasa de esta remodelación sería equivalente o incluso mayor a la deposición primaria. Este escenario explicaría la presencia de huesos casi remodelados por completo aun en crecimiento activo, y se han propuesto como una característica de Titanosauria. Sin embargo, en el caso de *Turiasaurus*, dado que ya se había producido el cese de crecimiento en el momento de la muerte del animal, es imposible discernir si la mayor parte de remodelación tuvo lugar antes o después de dejar de crecer. En cualquier caso, dado que algunas osteonas secundarias llegan a cortar el EFS, el animal siguió vivo tiempo después de alcanzar el tamaño máximo, si bien es imposible determinar por cuanto tiempo.

La completa remodelación del hueso imposibilita la observación de otras líneas de crecimiento en su córtex, por lo que lo único que podemos concluir es que el ejemplar de *Turiasaurus riodevensis* hallado en Barrihonda-El Húmero era un adulto que había dejado de crecer.

La presencia de un hueso haversiano tipo G y de un EFS tanto en *Turiasaurus* como en el saurópodo de San Lorenzo pone de manifiesto que los dos ejemplares eran adultos totalmente desarrollados y cuyo crecimiento se habría detenido tiempo antes de morir. Siguiendo este razonamiento, las diferencias que se observan entre ellos no pueden deberse al desarrollo ontogenético, y por lo tanto, son caracteres totalmente adultos. Tan sólo el hallazgo de nuevos ejemplares que incluyan huesos presentes en ambos individuos (ya que pocos huesos se solapan entre ambos ejemplares) podrá arrojar más luz sobre la variabilidad de *Turiasaurus* o la existencia de más de una especie.

5.4. Discusión

Entre los objetivos de esta tesis doctoral está el estudio de la histología de los huesos de *Turiasaurus*, así como el establecimiento del estadio ontogenético. Este estudio está relacionado con el papel que juega este saurópodo en la hipótesis general del gigantismo, dado que su microanatomía y características histológicas están relacionadas con su tasa de crecimiento, y esta a su vez con una tasa metabólica basal alta. Gracias a este rápido crecimiento, los saurópodos podían llegar a ser ejemplares de varias toneladas en poco tiempo, lo cual les ofrecía más seguridad frente a la depredación y les ayudaba a llegar a la madurez sexual (Sander *et al.*, 2010).

Como hipótesis de trabajo, en cuanto a su estado de madurez se consideraba que el ejemplar de *Turiasaurus riodevensis* de Barrihonda-El Humero se trataba de un adulto que ha alcanzado su tamaño definitivo. Dado su gran tamaño, era lógico pensar en esta posibilidad como hipótesis de partida.

El estudio de su microanatomía revela la presencia de tejido óseo primario y secundario. No hay resto alguno de tejidos juveniles, lo cual concuerda con la hipótesis de partida. En todas las láminas estudiadas se observa un gran desarrollo de la remodelación secundaria, llegando a formar un complejo hueso haversiano, que en ocasiones borra por completo el hueso primario, quedando únicamente fragmentos en las capas más externas del hueso, y más internamente, en los intersticios entre las osteonas secundarias. Allí donde es visible, el hueso primario presenta características típicas de hueso fibrolamelar, que revela que, como era de esperar, *Turiasaurus*, tenía una tasa de crecimiento igual de alta que el resto de saurópodos en los que se ha descrito este tejido.

En las capas externas de hueso primario, aparece una laminación de este, con una distancia muy pequeña entre estas deposiciones, y con vascularización ausente dando lugar a un EFS y documentando la madurez esquelética y el cese de crecimiento (Cormack, 1987; ver Chinsamy-Turan, 2005). En aquellos lugares en que se desarrolla un hueso haversiano, sucesivas generaciones de osteonas secundarias llegan a superponerse. Dado que en ocasiones estas sucesivas generaciones de osteonas secundarias cortan el EFS, podemos concluir que este ejemplar de *Turiasaurus* vivió mucho tiempo tras dejar de crecer. La

extrema remodelación observada en ocasiones es llamada por Klen y Sander (2008) y Stein *et al.* (2010), como estadio “senescente”.

En cuanto a su microestructura desde un punto de vista puramente descriptivo y sistematico, dado que se trata de un eusaurópodo no neosaurópodo, como hipótesis de trabajo no esperábamos encontrar una remodelación secundaria extrema.

En un reciente estudio histológico de *Mamenchisaurus*, Wings *et al.* (2007) muestrearon una ulna que resultó ser especialmente rica en LAG, revelando una edad de unos 30 años y la detención de su crecimiento mediante un EFS. Sin embargo, la remodelación estaba muy reducida pese a ser un ejemplar de una masa estimada de 30 toneladas. Pese a que se trata de un solo hueso muestreado, que no aparezcan abundantes osteonas secundarias en un individuo que ha alcanzado su tamaño máximo de 30 toneladas tiene implicaciones para la discusión acerca del valor filogenético del desarrollo de un hueso haversiano. Si bien las citas anteriores apuntaban a que un hueso haversiano caracterizaba a los individuos de mayor tamaño de neosaurópodos y macronarios basales, la evidencia de un tejido claramente haversiano en *Turiasaurus* puede explicarse de dos maneras: o bien no es una característica de Neosauropoda, sino que apareció antes (como tarde, en el nodo Turiasauria+Neosauropoda); o bien estamos ante una convergencia debido al gigantismo desarrollado independientemente en varios clados.

El ejemplar de 30 toneladas de *Mamenchisaurus* constituye el mayor dinosaurio de Asia, y cumple los requisitos para ser considerado un supergigante. Y sin embargo, no hay evidencia de hueso haversiano en su ulna. Por lo tanto, lo más probable es que dicho tejido apareciese en eusaurópodos no neosaurópodos más derivados que *Mamenchisaurus*. A falta de un mayor número de ejemplares muestreados de varios géneros de eusaurópodos basales, el origen comprobable de momento está en el nodo Turiasauria+Neosauropoda.

En cuanto al ejemplar de San Lorenzo, este turiasaurio muestra una estructura muy semejante a la del ejemplar de *Turiasaurus* de RD-10, con intensa remodelación secundaria y presencia de EFS. Tras el hallazgo de este segundo saurópodo gigante, asaltaron las dudas acerca su naturaleza (Cobos *et al.*, 2011). Por un lado, podría tratarse de otro ejemplar de

Turiasaurus riodevensis. Esta hipótesis venía reforzada por la posesión de dientes muy semejantes a los de *T. riodevensis* y las semejanzas de los pocos huesos en común de los dos ejemplares, como la tibia. Sin embargo, la presencia de algunas diferencias muy significativas, como la forma de la diáfisis de la ulna, o la presencia de unas crestas en ambos astrágalos, parecía sugerir que se trataban de taxones distintos, o bien un caso de variabilidad intraespecífica.

Recientemente, muchos géneros y especies de dinosaurios han sido puestos en duda mediante el análisis histológico. Así, *Torosaurus* ha sido considerado como un ejemplar senescente de *Triceratops* (Scannella & Horner, 2010; 2011; Scannella, 2009; Horner & Lamm, 2011) y los paquicefalosaurios *Dracorex* y *Stygimoloch* han sido consideradas formas juvenil y subadulta de *Pachycephalosaurus* (Horner & Goodwin, 2009; Longrich, *et al.*, 2010). A pesar de que estas sinonimias han sido objeto de cierta polémica (Longrich & Field, 2012), han arrojado luz sobre una causa de variabilidad que puede ser contrastable. Así pues, un análisis histológico podría arrojar luz a la causa de las diferencias entre los dos saurópodos gigantes de Riodeva.

La presencia en ambos saurópodos de un hueso haversiano denso (el tipo G de Klein & Sander, 2008), formado por remodelaciones del hueso en varias generaciones de osteonas secundarias, y extendiéndose por todo el córtex, es una característica que se ha interpretado tradicionalmente como un indicador de madurez e incluso senescencia (Klein & Sander, 2008; Stein *et al.*, 2008; Benton *et al.*, 2010). En el caso de *Turiasaurus*, y el saurópodo de San Lorenzo, siendo ambos completamente adultos, podemos concluir que las diferencias observadas, al menos, no se deben a cambios ontogenéticos de ningún tipo.

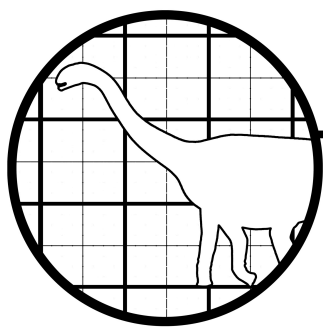
Limitaciones del estudio

El presente análisis paleohistológico de *Turiasaurus* y otros dinosaurios se ha realizado aprovechando al máximo elementos repetidos, fragmentados e incompletos. Pese a ello, se ha podido extraer gran cantidad de conclusiones importantes para estos taxones e individuos. Sin embargo, para poder enmarcar estos estudios en el contexto de la histología de cada uno de los grupos, se debería estandarizar al máximo el muestreo de especímenes. Así, los huesos largos y extremos proximales de costillas deberían ser comparados con

muestras homólogas en otros taxones para una mayor exactitud en la comparación y un menor error en las inferencias y conclusiones. No obstante, dado que se ha tratado en su mayoría con ejemplares únicos, no se ha podido muestrear muchos huesos de interés, dado el carácter destructivo de la metodología de extracción. Así mismo, las conclusiones que se han extraído acerca de los taxones e individuos estudiados se han mantenido siempre enmarcadas en las limitaciones de este trabajo.

En este capítulo se ha tratado uno de los principales objetivos de esta tesis doctoral, el estudio de la histología de los huesos del dinosaurio y el establecimiento de su estadio ontogenético y madurez. Su hipótesis de trabajo y contrastación se resumen a continuación:

- **Hipótesis de trabajo:** el ejemplar de *Turiasaurus riodevensis* de Barrihonda-El Humero debería tratarse de un adulto que ha alcanzado su tamaño definitivo. Así mismo, dado que se trata de un eusaurópodo no neosaurópodo, no debemos esperar encontrar una remodelación secundaria extrema como la descrita en Neosaurópodos.
- **Resultado:** En los huesos de *Turiasaurus* no hay resto alguno de tejidos juveniles, lo cual concuerda con la hipótesis de partida. En las capas más externas del hueso aparece una laminación de este, con una distancia muy pequeña entre estas deposiciones, y con vascularización ausente dando lugar a un EFS (Sistema Externo Fundamental) y documentando la madurez esquelética y el cese de crecimiento (Cormack, 1987; ver Chinsamy-Turan, 2005). Dado que en ocasiones estas sucesivas generaciones de osteonas secundarias cortan el EFS, podemos concluir que este ejemplar de *Turiasaurus* vivió mucho tiempo tras dejar de crecer. La extrema remodelación observada en ocasiones es llamada por Klen y Sander (2008) y Stein *et al.* (2010), como estadio “senescente”. Además, sorprendentemente se ha observado remodelación secundaria extrema.



6. Estimación de tamaño y reconstrucción corporal

- 6.1. Estimación de tamaño
 - 6.1.1. Introducción y antecedentes
 - 6.1.2. Estimación de tamaño clásica
 - 6.1.3. Estimaciones de masa y tamaño numéricas
- 6.2. Reconstrucción corporal
 - 6.2.1. Introducción y metodologías
 - 6.2.2. Reconstrucción esquelética
 - 6.2.3. Reconstrucción corpórea
- 6.3. Discusión

6.1. Introducción

Del estudio de los huesos fósiles y las relaciones filogenéticas de *T. riodevensis* con el resto de Turiasauria y otros saurópodos se puede llegar a proponer cómo pudo ser el organismo en su totalidad. A pesar de que no se ha conservado el esqueleto completo, se ha completado adjudicándole los valores más parsimoniosos de acuerdo con sus relaciones filogenéticas.

En la publicación original de *Turiasaurus riodevensis* (Royo-Torres *et al.*, 2006) se le calculó una masa de entre 39,9 y 47,96 toneladas métricas y una longitud de entre 36 y 39 metros. Estos valores convierten a *Turiasaurus* en el mayor dinosaurio descrito en Europa y uno de los mayores del mundo. Dado que el resto de capítulos de esta tesis estudian las causas que llevan a este tamaño gigante (Figura 6.1.), es razonable que uno de sus objetivos sea contrastar estos valores.



Figura 6.1. Sobre el esquema de la “hipótesis de evolución del gigantismo en saurópodos” se ha resaltado la consecuencia final, la gran masa corporal. Parte de este capítulo se dedica a una estimación de estas grandes dimensiones. Modificado de Sander *et al.* (2010).

Teniendo en cuenta las nuevas técnicas de estimación de masa y longitud, que ya empiezan a tener en cuenta una densidad menor debida a la neumaticidad y sacos aéreos, es de esperar que el valor de la masa corporal se reduzca respecto a la previamente publicada.

Además, del estudio funcional del cráneo y cuello se desprende que, salvo diferencias en el desarrollo de inserciones, los tendones, ligamentos y musculatura de *Turiasaurus* no varían mucho de la de otros dinosaurios saurópodos. Por esta razón, se puede realizar una reconstrucción corporal completa confiando en minimizar al máximo los errores de inferencia.

6.1.1. Antecedentes de la reconstrucción anatómica de saurópodos

A finales del siglo XIX la osteología de los dinosaurios ya se conocía lo suficiente como para que se realizaran las primeras inferencias paleobiológicas y reconstrucciones (Taylor, 2010). El primer esqueleto de saurópodo completo figurado fue *Camarasaurus* en el trabajo de Cope (1878). Sin embargo, un año antes ya había habido un primer intento previo de reconstruir el esqueleto de un saurópodo por parte de John Ryder bajo la dirección de Cope y basado en huesos de varios ejemplares (Figura 6.2.). Aunque se expuso durante una reunión de la *American Philosophical Society* el 21 de diciembre de 1877, y posteriormente en el AMNH, no fue publicada hasta 37 años más tarde (Mook 1914), y fue más conocida por su re-publicación en el trabajo de Osborn & Mook (1921) donde se publicó también una nueva reconstrucción del esqueleto de *Camarasaurus*, más correcta y actualizada (Figura 6.2.).

Por otro lado, la primera reconstrucción de un dinosaurio saurópodo fue realizada por Charles Knight bajo las directrices de Cope, y fue incluida como una de las seis figuras del trabajo de Ballou (1897), posteriormente re-publicada por Osborn & Mook (1921). En esta ilustración aparecen cuatro ejemplares de *Amphicoelias* de textura moteada sumergidos en un lago, con dos de ellos asomando sus cabezas sobre la superficie (Figura 6.3.).

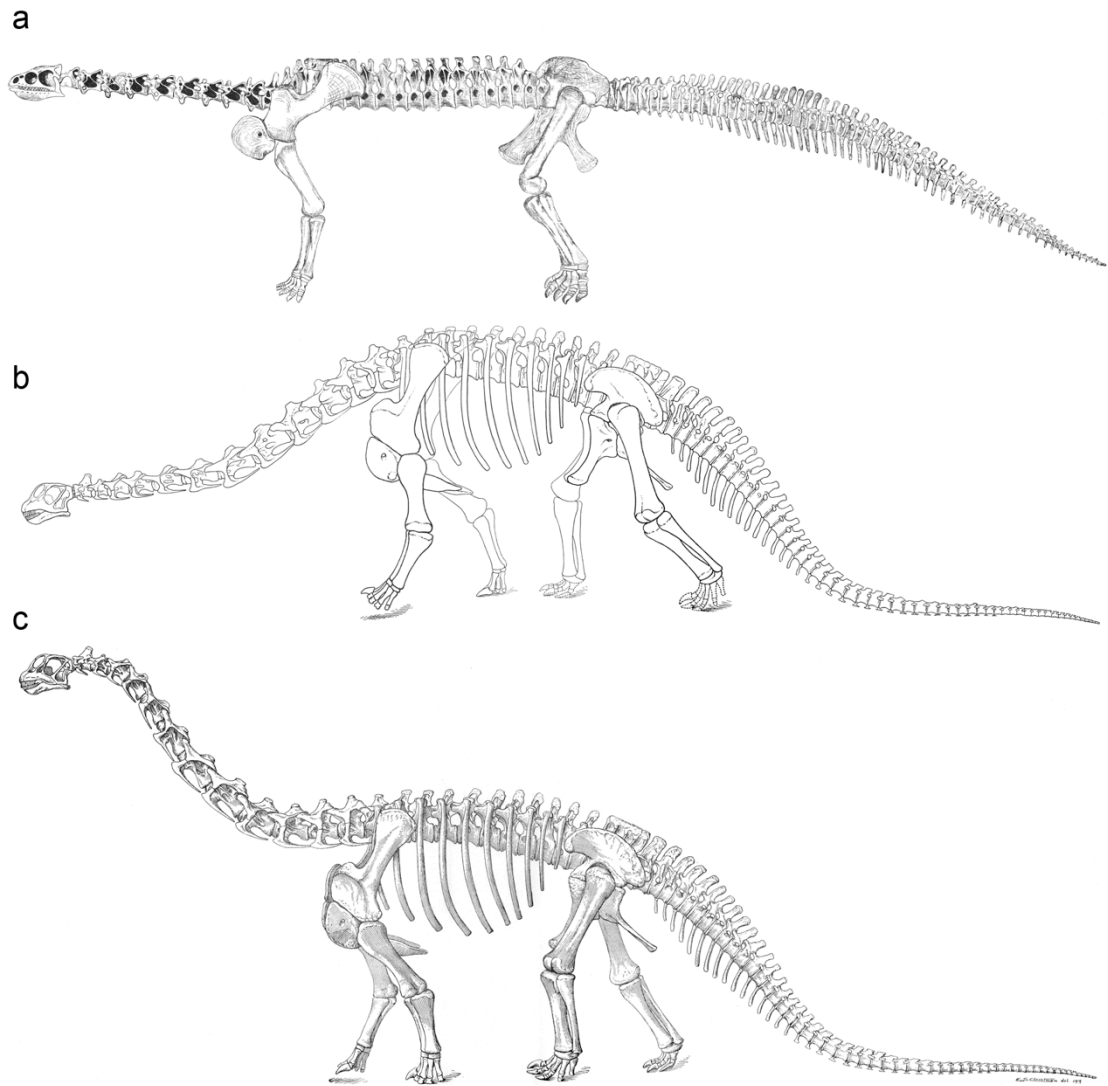


Figura 6.2. Primeras reconstrucciones de *Camarasaurus*. Primera reconstrucción datada de 1877 por John Ryder bajo la dirección de Cope (a); posterior reconstrucción esquelética por Erwin S. Christman en 1918 (b); reconstrucción actualizada por Erwin S. Christman en 1921. Tomadas de Osborn & Mook (1921).

Más adelante en el mismo año salió a la luz una reconstrucción de saurópodo más reconocible por todos: la pintura de 1897 por Charles Knight de un ejemplar de *Brontosaurus*, realizada bajo la dirección de Osborn, posteriormente publicada por Matthew (1905). En esta ilustración, un *Brontosaurus* de hábitos anfibios en vista anterolateral asoma la espalda y el cuello casi vertical fuera de la superficie del agua. Detrás, podemos observar a un ejemplar de *Diplodocus* alimentándose en la orilla del lago (Figura 6.3.). Con esta ilustración, mostrando a los saurópodos como torpes animales, Knight sentó las bases de la

imagen que se tendría de los saurópodos durante los siguientes tres cuartos de siglo. De hecho, ni el famoso mural “La era de los reptiles” de Zallinger escapó de esta imagen (Taylor, 2010). No obstante, ya había quienes consideraban a los saurópodos animales más activos, aunque también les adjudicasen una vida anfibia, como es el caso del propio Osborn (1899) acerca de *Diplodocus* o Phillips (1871) y Riggs (1904) entre otros.

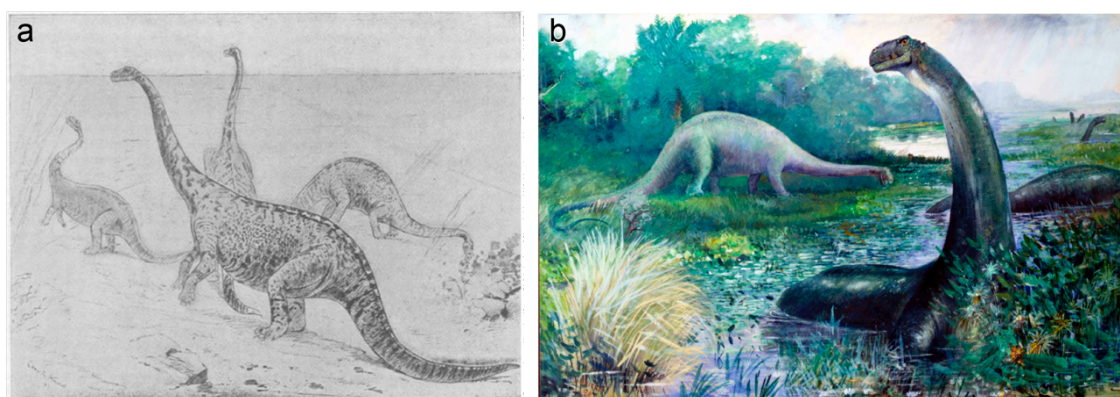


Figura 6.3. Primeras reconstrucciones anatómicas de dinosaurios saurópodos en 1897. Dibujo de un grupo de *Amphicoelias* (a); y pintura de *Brontosaurus* y *Diplodocus* (b). Ambos realizados por Charles Knight bajo la dirección de Cope. Tomadas de Osborn & Mook (1921) y Taylor (2010), respectivamente.

En 1915 vio la luz el primer libro de dinosaurios para público general (Matthew, 1915). Como tal, en este libro se incluyeron reconstrucciones, tanto esqueléticas –es el caso de la primera reconstrucción esquelética de *Brachiosaurus* basada en los ejemplares americano y africano- como reconstrucciones anatómicas completas, incluyendo la pintura del *Brontosaurus* de Knight. Así, el primer libro de divulgación sobre dinosaurios contribuyó a que esta imagen de los saurópodos no sólo fuese paradigmática en la comunidad científica, sino que pasase a ser la imagen popular de los dinosaurios.

Las reconstrucciones de dinosaurios saurópodos fueron siempre de la mano de los descubrimientos científicos. Por ello, éstas cambiaron como resultado del advenimiento de la *Dinosaur Renaissance* a finales de los 60 del siglo XX. Uno de los pilares de esta corriente de pensamiento fue el hallazgo de *Deinonychus antirrhopus* (Ostrom, 1969), uno de los primeros dinosaurios cuyos restos fósiles sugerían una imagen diferente: se trataba de un depredador pequeño, ágil, con grandes ojos y brazos largos, probablemente adaptado a la

carrera. La idea de que los dinosaurios poseyeran sangre caliente y llevaran una vida más activa de la que se creía hasta ahora fue ganando peso con la acumulación de nuevos hallazgos y aplicación de nuevos estudios (Bakker, 1968, 1971, 1972, 1975, 1980, 1987; Ricqlés, 1969, 1980). Así, en las reconstrucciones de dinosaurios se pasó de viejos e inertes monstruos gigantes a animales activos, y dejaron de ser recurrentes las primeras reconstrucciones de estos animales, poniendo fin a una era, no sólo en cuanto a la reconstrucción, sino en la dinosauriología (Anton & Sánchez, 2004). Más recientemente se está experimentando una nueva oleada de cambio con el hallazgo de las evidencias de plumas en terópodos no avianos ver, por ejemplo, Chen *et al.*, 1998; Chiappe *et al.*, 1999; Norell *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2003; Turner *et al.*, 2007) y otras estructuras tegumentarias relacionadas (Mayr *et al.*, 2002; Godefroit *et al.*, 2014), por lo que estamos experimentando un nuevo cambio de imagen para los dinosaurios (Figura 6.4.).

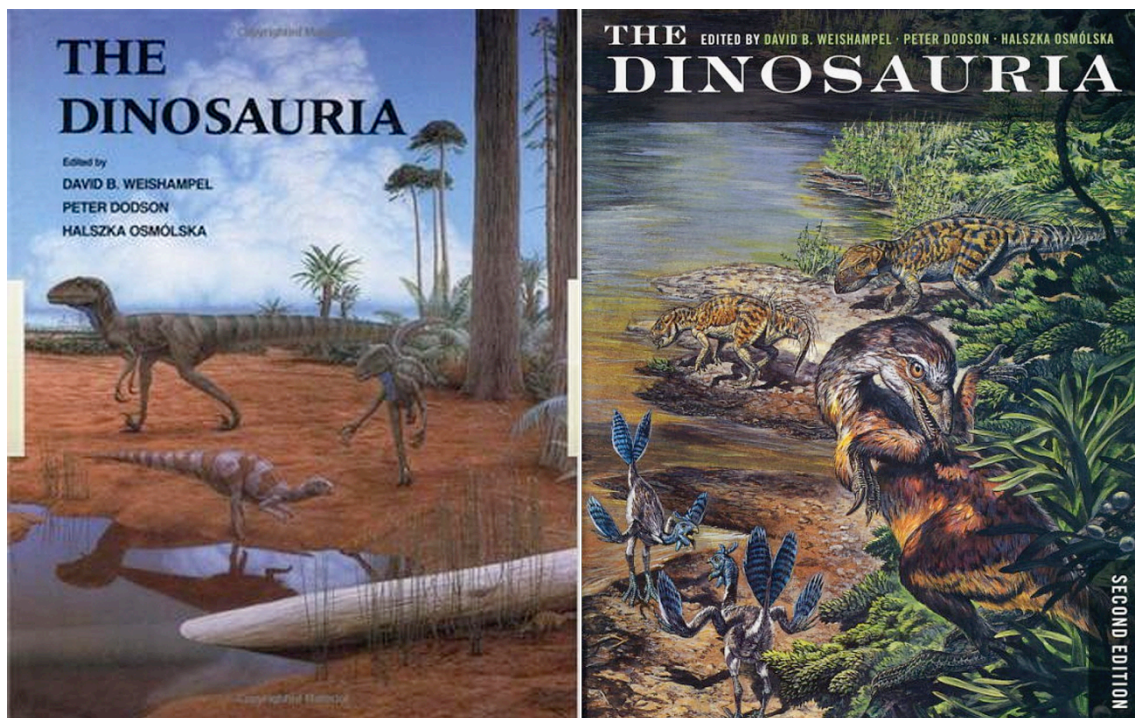


Figura 6.4. Comparación de las portadas de “The Dinosauria” en su primera edición de 1990 y su segunda edición de 2004, mostrando el nuevo cambio de imagen de los dinosaurios en los últimos años. (Weishampel *et al.*, 1990; 2004).

Las bases actuales de la reconstrucción de organismos extintos tienen su origen en la metodología de trabajo de pioneros como Charles Knight, a los que se les ha ido añadiendo una carga mayor de estudio de los fósiles y de organismos actuales. Si bien los trabajos puramente sistemáticos sobre dinosaurios son de referencia obligatoria para llevar a cabo estas reconstrucciones, en los últimos años los trabajos de paleobiología han experimentado un gran auge. Así, desde los años 90 del siglo XX se han ido amontonando estudios de anatomía comparada con base filogenética en referencia a características no conservadas en los fósiles, como los tejidos blandos o los comportamientos, ayudando a crear una base cada vez más sólida para estas reconstrucciones (ver Bryant & Russell, 1992; Bryant & Seymour, 1990; Witmer, 1995).

6.1.2. Antecedentes de la estimación de tamaño en saurópodos

Las estimaciones de la masa y del tamaño de los dinosaurios han sido de mucho interés desde su descubrimiento. Colbert (1962) fue el primero en intentar estimar y comparar las masas de diferentes dinosaurios. Basándose en el método de Gregory (1905), midió los volúmenes de modelos a escala por el método de desplazamiento de arena, multiplicando este volumen por la escala, y posteriormente por una densidad estimada de 0,9 kg/l. Por ejemplo, para *Brontosaurus* obtuvo valores de entre 27,87 y 32,42 toneladas; para *Diplodocus*, 10,56 toneladas; y 78,26 toneladas para *Brachiosaurus*.

Desde este primer intento, muchas otras estimaciones de masa han tenido lugar, y en cada nueva aproximación al peso de estos animales, los saurópodos han ido perdiendo peso. Entre ellas, las de mayor interés fueron las de Alexander (1985; 1989), basada en volúmenes de modelos a escala, y Anderson *et al.* (1985), basada en ecuaciones de regresión que relacionan las medidas de los huesos de las extremidades con la masa corporal en animales actuales. Por ejemplo, la estimación para *Brachiosaurus* de Anderson *et al.* (1985) es de 29 toneladas frente a las casi 79 toneladas de Colbert (1962).

Desde entonces se ha progresado mucho, sobre todo debido a un mayor conocimiento del efecto de la neumaticidad y el sistema de sacos aéreos sobre la reducción de masa (Wedel, 2003, 2005). Wedel propone una densidad reducida de 0,8 kg por cada 1000 cm³.

Recientemente, Packard *et al.* (2009) revisaron las metodologías de estimación de pesos y, entre ellas, revisaron la ecuación de Anderson *et al.* (1985). Packard *et al.* (2009) concluyeron que los ajustes no lineales ofrecen un ajuste mejor que los logarítmicos. Su nueva fórmula para el ajuste no lineal es la siguiente:

$$M(g)=3,352 C_{h+f}^{2,125}$$

En la actualidad se está dando un gran paso en las estimaciones de masa gracias al escaneo y procesamiento digital de esqueletos (Mallison *et al.*, 2009; Mallison, 2010a, 2010b; Sander *et al.*, 2010). Gracias a la digitalización de los esqueletos, se puede tener acceso a modelos a escala precisos, sobre los que aplicar las estimaciones de volumen y masa. Sin embargo, en los casos en que los restos son fragmentarios o no se conservan esqueletos completos, se sigue aplicando la metodología de Anderson *et al.* (1985), y cada vez más, la corrección de Packard *et al.* (2009).

6.1.3. Metodología de reconstrucción

La reconstrucción anatómica de vertebrados fósiles es un esfuerzo combinado de conocimiento científico y técnicas artísticas. Por un lado, de conocimiento científico de las especies extintas, así como de inferencias a partir de organismos actuales para recrear aspectos no conservados en el registro fósil. Por el otro lado, las técnicas artísticas son la forma de plasmar estas inferencias, y varían desde una ilustración simple a una escultura o un modelo tridimensional animado. La tarea de reconstruir anatómicamente un organismo extinto puede dividirse en una serie de cuatro pasos, con un nivel de inferencia y complejidad ascendentes (Antón, 1996, 1998, 2003; Antón *et al.*, 1998).

Paso 1: consiste en dar forma al esqueleto en una posición semejante a la que pudo adoptar en vida. Para ello, debemos ensamblar los huesos en su conexión anatómica correcta. En ocasiones, los esqueletos procedentes de yacimientos de conservación excepcional facilitan enormemente el trabajo, ya que pueden llegar a conservar todos sus huesos en conexión anatómica. No obstante, procesos post-mortem pueden afectar a las posiciones adoptadas por estos esqueletos, de modo que no debe tomarse como válida en vida el grado de articulación en la que se encuentran en el yacimiento. En el caso de especies que se conozcan por esqueletos incompletos, de varios individuos, debemos tener cuidado al escalar los diferentes huesos para formar un esqueleto hipotético procedente de varios individuos (Antón & Sánchez, 2004).

Sin embargo, en la mayoría de ocasiones debemos partir de esqueletos fragmentarios y de uno o pocos individuos. En ese caso debemos tener un conocimiento básico de la anatomía de parientes cercanos para poder hacer inferencias sobre el número de huesos, morfología y proporciones, para así completar con huesos hipotéticos aquellos huesos que no se han recuperado (Figura 6.5a).

Una vez el esqueleto se ha completado, debe articularse en una posición semejante a la que pudo adoptar en vida el animal. Si el animal tiene parientes cercanos actuales a los que tomar como ejemplo, u homólogos a los que imitar y pretendemos únicamente representarlo de manera estática o andando, esta tarea se simplifica enormemente. En caso de mayor grado de especulación para las posturas, debemos tener en cuenta las superficies de articulación de sus huesos y evaluar si las posturas adoptar són más o menos plausibles.

Paso 2: el siguiente paso es crear la imagen en vida del animal, con todo el tejido blando no conservado. Se trata de una tarea en múltiples capas, que se empieza reconstruyendo la musculatura más interna, tendones, ligamentos y cápsulas articulares. Las capas posteriores constituyen la musculatura externa, grasa, piel, membranas y apéndices relacionados, así como estructuras tegumentarias (Figura 6.5b).

Para la correcta reconstrucción de la forma externa del animal debemos tener en cuenta la musculatura en vertebrados y, cuando sea necesario, hacer estudios de las áreas de inserción y hacer inferencias a partir del marco filogenético (Bryant & Seymour, 1990). Por ello, las vísceras no suelen ser importantes, ya que la mayoría de ellas quedan encerradas en la caja torácica (Antón & Sánchez, 2004).

En el proceso de reconstrucción del aspecto externo cobra mayor importancia la representación del tegumento. Es un paso esencial para terminar el aspecto externo del animal, pero conlleva un nivel de inferencia y especulación muy variable dependiendo del taxón a reconstruir, ya que las evidencias directas de tegumento son raras en el registro fósil, aunque afortunadamente, en los últimos años las evidencias de derivados tegumentarios en dinosaurios se han multiplicado enormemente.

La dificultad a la hora de representar un derivado tegumentario u otro también varía. Así, hay una gran diferencia entre representar un dinosaurio escamoso y uno emplumado. Normalmente en reptiles, salvo las zonas de acumulación de tejido adiposo o

los pliegues de piel, la mayor parte de su morfología externa viene dada por la reconstrucción de su musculatura, por lo que una reconstrucción precisa es menos complicada en estos casos (Antón & Sánchez, 2004). Por el contrario, los vertebrados cubiertos con derivados tegumentarios entrañan más complejidad, ya que el pelo o las plumas pueden hacer que el animal tenga un tamaño aparente mayor, o unas proporciones diferentes. Por ello, el grado de especulación es mayor en estos casos.

En cuanto a los patrones de coloración, es en este caso en el que más especulación necesitamos. La mayoría de veces se aplica un razonamiento lógico, que combina el estudio de la coloración en sus parientes actuales con inferencias ecológicas referentes a camuflaje, o una mayor especulación en el caso de estructuras que pudieran tener funciones específicas en el comportamiento, como crestas o estructuras semejantes.

Paso 3: en este paso se toma al animal ya reconstruido en su aspecto en vida, y se le hace adoptar cierto comportamiento. Cuando pretendemos hacer una reconstrucción muy básica, podemos dejar al animal estático o en la posición en la que lo hemos reconstruido. Sin embargo, para adoptar posturas más complicadas, debemos estudiar las superficies de articulación de los huesos para determinar si los ángulos y las posturas a adoptar son plausibles para este animal extinto (Antón & Sánchez, 2004).

Paso 4: una vez tenemos al animal reconstruido y en la postura deseada, podemos rodearlo de una reconstrucción del paleoambiente en el que habitaba (Figura 6.5c). Se trata de un paso que necesita de mucha información, ya que necesitamos integrar datos del ambiente sedimentario, la flora y otra fauna hallada en estos yacimientos, en la misma formación, o en cuencas cercanas de edades similares. En el caso de no tener toda esa información, cuanto más se quiera representar en el paleoambiente, mayor grado de especulación. Por ello, la mayoría de ambientes representados en las reconstrucciones paleoambientales suelen ser sencillos y sin demasiados elementos diferentes de flora y fauna.

No obstante, que podamos realizar estos cuatro pasos no significa que tengan que darse todos ellos. De hecho, las reconstrucciones que más abundan en los libros son las reconstrucciones esqueléticas, y no pasarían del paso 1 (Antón & Sánchez, 2004). Esto puede deberse a su mayor sencillez o precisión.

En cuanto a las metodologías para plasmar estas reconstrucciones representan un abanico de técnicas artísticas que varían desde el simple boceteo a lápiz a la escultura, así como sus modernos equivalentes digitales. De hecho, en los últimos años ha sufrido un gran auge tanto la ilustración digital como el modelado en 3D, suplantando a la ilustración y modelado físicos tradicionales. Sin embargo, estas técnicas novedosas necesitan de los mismos conocimientos de anatomía animal que si se realiza una reconstrucción clásica.

Los modelados tridimensionales presentan muchos beneficios frente a técnicas más tradicionales, ya que permiten realizar infinidad de instantáneas (o “*renders*”) a partir de un solo modelo, siempre que se articule bien el animal. Éstas, a su vez pueden ser usadas en ilustraciones bidimensionales. Además, los modelos tridimensionales, cuanto más exactos y precisos sean, pueden aplicarse a estudios, como estimaciones de volumen (Sanisidro, 2005).

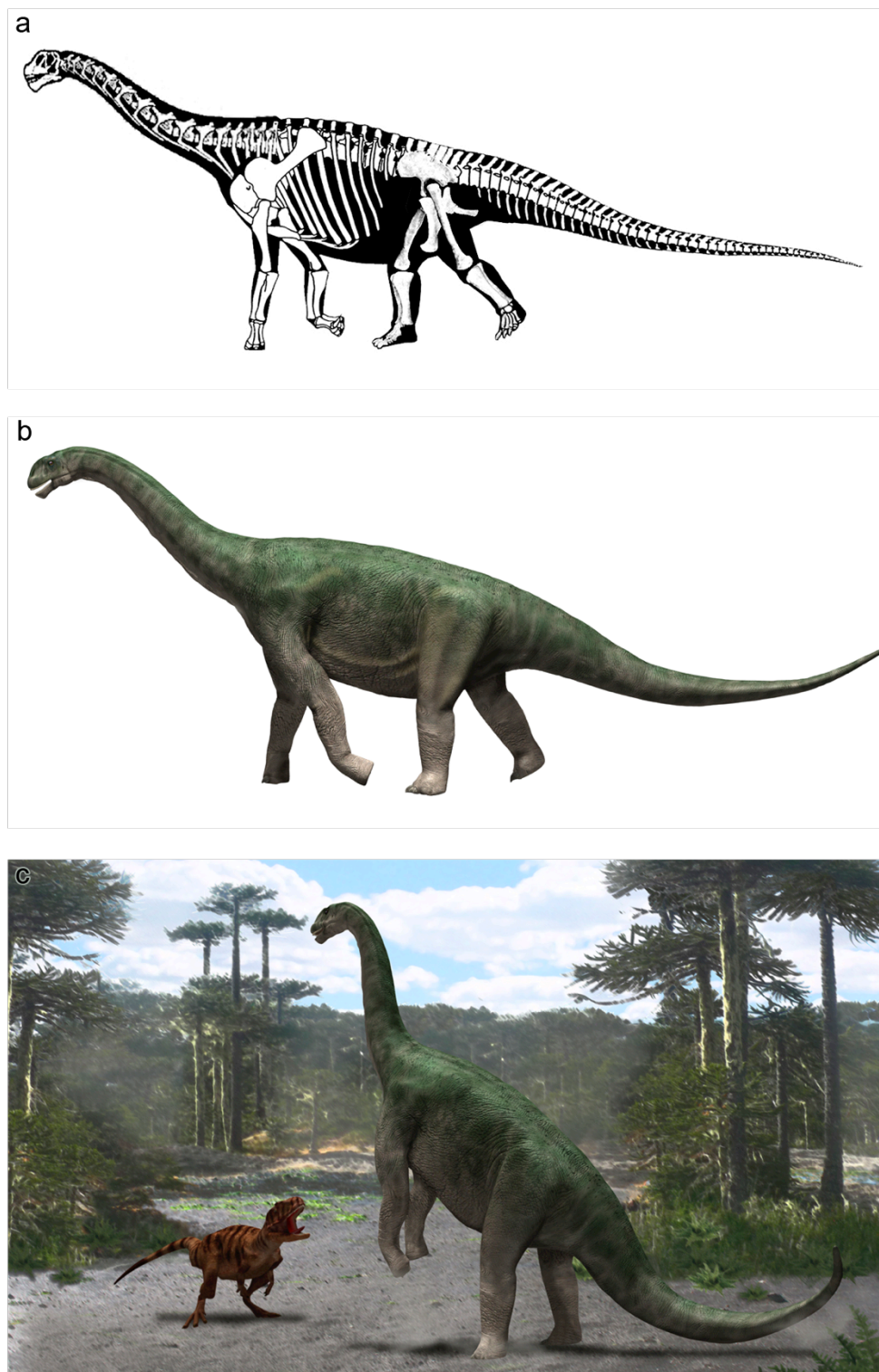


Figura 6.5. Ejemplo de los pasos seguidos en la reconstrucción del saurópodo *Tastavinsaurus sanzi*: reconstrucción del esqueleto completo (a), reconstrucción corpórea (b), articulación en la posición deseada e integración en un paleoambiente (c).

6.2. Reconstrucción esquelética y estimación de tamaño

En el caso que nos ocupa en la presente Tesis Doctoral, el paso 1 del proceso de reconstrucción permitió varias aplicaciones. Primero, la obtención de un esqueleto como hipótesis de trabajo. Posteriormente, se modeló un esqueleto tridimensional. Además, a partir de este modelo se encargó la impresión 3D o prototipado de una réplica a escala real de la parte anterior del esqueleto de *Turiasaurus* para su exhibición en Riodeva con fines divulgativos.

6.2.1. Reconstrucción del esqueleto de *Losillasaurus* y *Turiasaurus*

En primer paso para la reconstrucción del esqueleto de estos saurópodos fue la correcta reconstrucción de los huesos recuperados. En ocasiones muchos de ellos se hallaron completos e incluso con su configuración tridimensional poco alterada por los procesos diagenéticos. Sin embargo, muchos de sus huesos fósiles se hallaron fragmentados o deformados. Por ello, se procedió a reconstruir su anatomía previa. Para ello, se compararon con la multitud de descripciones y figuraciones de huesos de saurópodos existentes en la bibliografía. La visita a las colecciones del *Museum für Naturkunde* de Berlín y del *Natural History Museum* de Londres permitieron el acceso a materiales de comparación igualmente interesantes para poder conocer la anatomía de otros saurópodos. A partir de la información que se pudo recuperar de los restos fósiles de *Turiasaurus* y *Losillasaurus* se realizaron reconstrucciones de los huesos completos, unas veces a través del dibujo directo, y en otras ocasiones mediante la manipulación de fotografías de los fósiles originales (Figura 6.6.).

Gracias a esta tarea se pudo reconstruir el cráneo de *Turiasaurus*, así como los diferentes elementos del esqueleto postcranial recuperados (Figura 6.7.). Dada su cercanía filogenética, se asume un cráneo muy semejante para *Losillasaurus*. En el caso de los huesos más fragmentarios o no recuperados, el estudio de la anatomía de otros saurópodos, especialmente la de eusaurópodos no neosaurópodos o macronarios basales, permitió llenar los huecos en el esqueleto (Figura 6.8.).

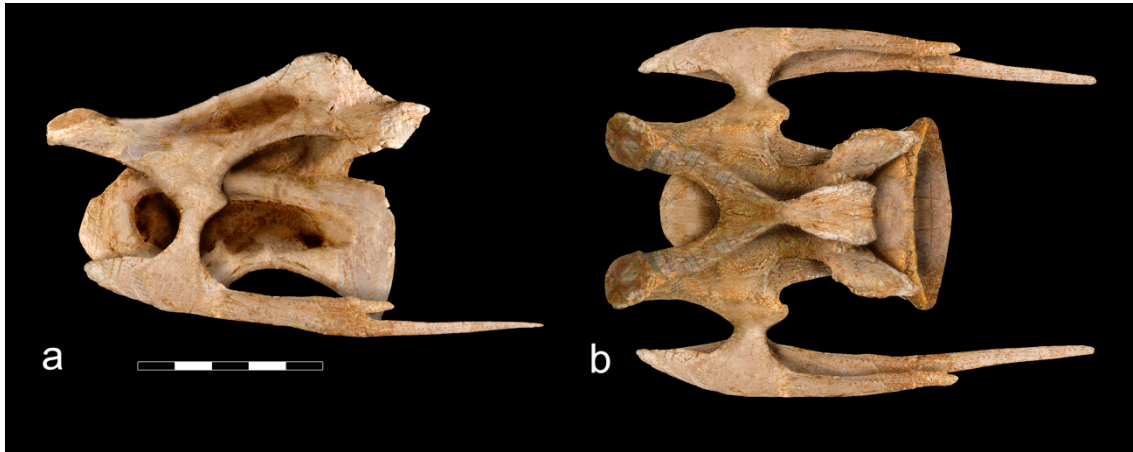


Figura 6.6. Ejemplo de reconstrucción de una vértebra cervical anterior de *Turiasaurus* mediante la fotomanipulación de imágenes de los fósiles originales.

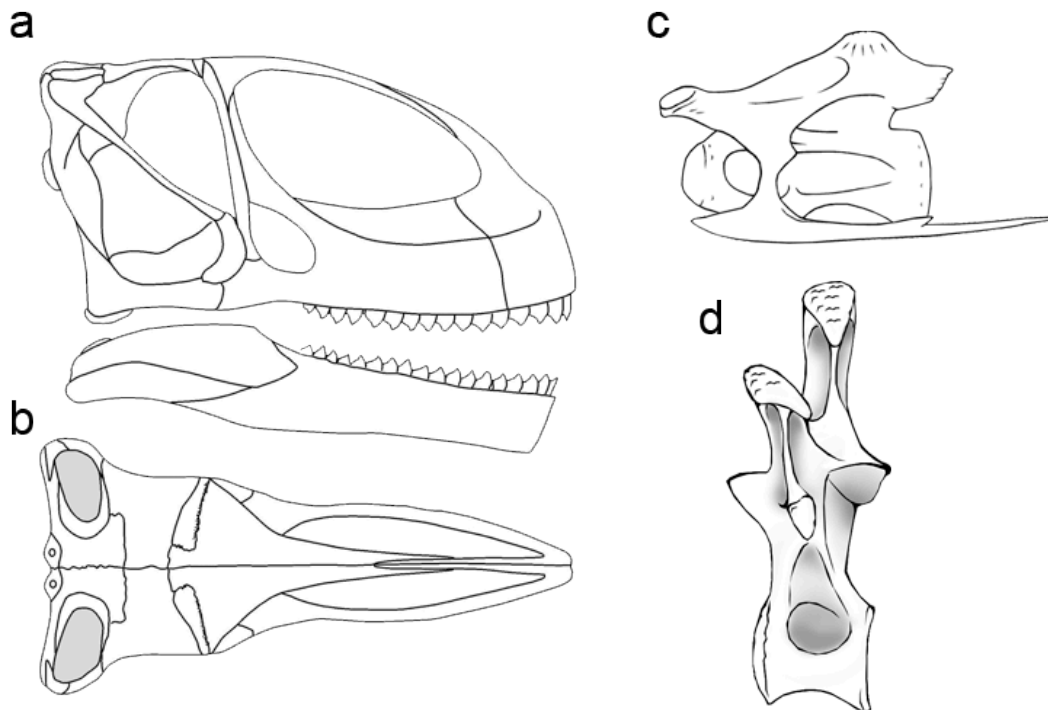


Figura 6.7. Algunos elementos esqueléticos de *Turiasaurus* reconstruidos. Cráneo en vista lateral (a) y dorsal (b), vértebra cervical anterior en vista lateral (c) y vértebra dorsal media en vista lateral (d). Cráneo tomado de Royo-Torres & Upchurch, 2012.

Para realizar la reconstrucción completa del esqueleto en articulación de estos saurópodos se articularon todos los huesos, tomando como base saurópodos basales y macronarios bien conocidos. Para saber cuántas vértebras representar en los esqueletos, se recurrió a la condición basal de Eusauropoda. Por ejemplo, la condición basal del número de vértebras cervicales en saurópodos es de 12, aunque algunos llegaron a tener hasta 19, como es el caso de *Mamenchisaurus*. También hay casos intermedios como los diplodócidos, que presentan 15 ó 16 cervicales. En cuanto a las dorsales, la condición basal es de 12 ó 13. Algunos grupos, como los diplodócidos, las reducen a favor de cervicales, alargando así el cuello y pasando a tener 10 dorsales. En cuanto a la serie caudal, lo más extendido en Sauropoda es poseer entre 40 y 50 vértebras caudales, que si bien varían enormemente en altura y longitud lateromedial, su longitud anteroposterior no se reduce dramáticamente hasta llegar a las vértebras caudales posteriores (Upchurch *et al.*, 2004).

Para los huesos del esqueleto apendicular que nos eran desconocidos, se aplicó un escalado de huesos de eusaurópodos basales y macronarios, hallando las dimensiones mediante regresiones de las proporciones de estos huesos en saurópodos bien conocidos (ver siguiente apartado, donde se aborda el cálculo del tamaño a partir de las proporciones de sus huesos). Así, se realizaron esquemas del esqueleto de *Turiasaurus* y *Losillasaurus*, sobre los que se representaron coloreados los huesos recuperados (Figura 6.8.). No obstante, hay que tomar estas reconstrucciones como meras hipótesis de trabajo, dado el grado de especulación que contienen.

A partir de las reconstrucciones de la morfología original de los huesos y un esquema esquelético básico, se realizó una reconstrucción tridimensional. Para ello, en el caso de huesos bien conservados se partió de fotografías en sus diferentes vistas. En el caso contrario, de las reconstrucciones bidimensionales de estos huesos que ya se habían realizado.

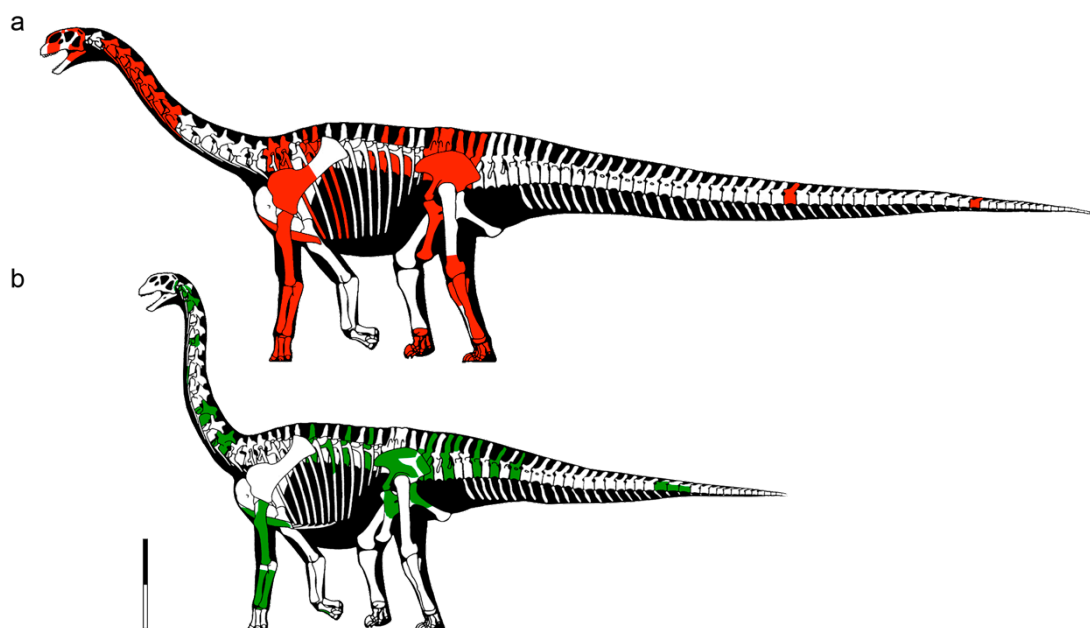


Figura 6.8. Siluetas a escala de los esqueletos reconstruidos de *Turiasaurus riodevensis* (a) y *Losillasaurus giganteus* (b) con los huesos recuperados coloreados.

Una vez obtenido este esquema anatómico que sirve de base, se pasó al trabajo de modelado digital. En una primera fase se usó el software 3DS Max® para dar forma tridimensional a los huesos. A partir de un cubo, y mediante extrusiones y movimientos de vértices, se fue perfilando la silueta del elemento en cada una de sus vistas. Tras un modelado general, se pasó a los detalles, usando el software ZBrush®. Finalmente, se procedió a la proyección de la superficie de cada elemento, para así poder aplicarle una textura realista y usar estas reconstrucciones con fines divulgativos (Figura 6.9.).

Cuando se hubieron modelado los diferentes huesos, se replicaron aquellos pares, como los pertenecientes a las extremidades. Así mismo, se clonaron y modificaron las vértebras básicas cervical, dorsal y caudal para dar lugar a toda la columna vertebral (Figura 6.10.). De este modelo tridimensional se encargó la impresión 3D o prototipado de una réplica a escala real de la parte anterior del esqueleto de *Turiasaurus* para su exhibición en la sede de Dinópolis “Titania” en Riodeva con fines divulgativos (Figura 6.11.).

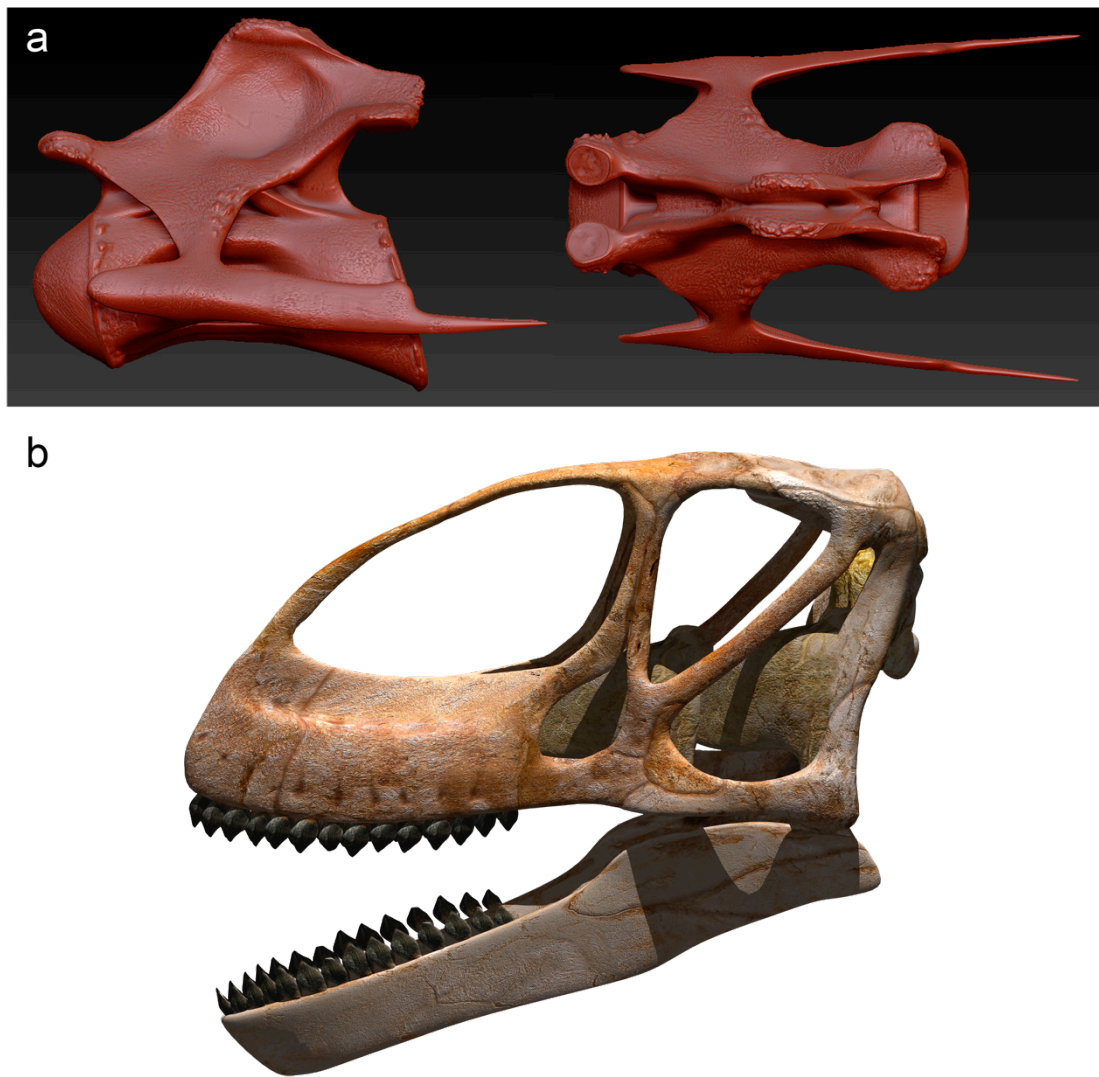


Figura 6.9. Elementos esqueléticos de *Turiasaurus riodevensis* en las últimas etapas de su reconstrucción tridimensional: Vértebra cervical anterior-media de en vista lateral y dorsal, con las inserciones y rugosidades recién detalladas con ZBrush® (a); y el cráneo completo acabado, con la textura final aplicada para mayor realismo (b).

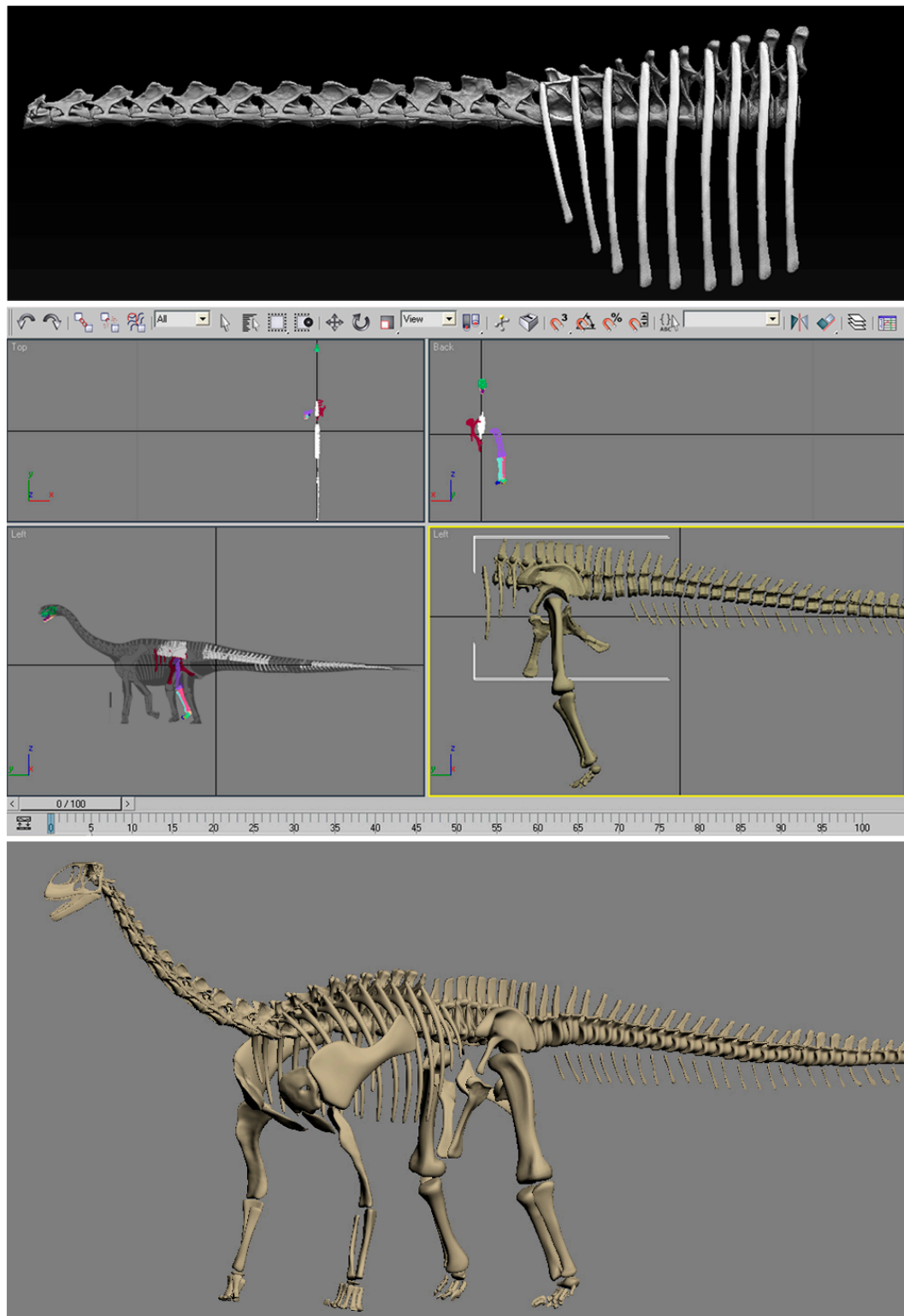


Figura 6.10. Proceso de ensamblaje del esqueleto virtual de *Turiasaurus riodevensis*. La proyección de la silueta y los esquemas sobre los fondos estáticos permite el correcto escalado de cada elemento para posibilitar el montaje completo.



Figura 6.11. Para su exhibición en Riodeva, la parte correspondiente a la mitad anterior del esqueleto virtual fue reproducida mediante prototipado: una de las máquinas de prototipado (a); varias vértebras terminadas a falta de su coloración y texturado (b); y el resultado final, el montaje en la sede de Dinópolis “Titania” en Riodeva.

6.2.2. Estimación de masa y tamaño

El cálculo de la masa según Anderson *et al.* (1985) se establece entre las circunferencias mínimas del húmero y fémur, siguiendo esta ecuación, donde W es la masa en gramos, C_h es la circunferencia del húmero y C_f la circunferencia del fémur:

$$W=0.078 C_{h+f}^{2.73}$$

En el caso de *Turiasaurus*, además del húmero se recuperó un fragmento distal de fémur, que permitió estimar el tamaño del elemento completo. In embargo, en el caso de *Losillasaurus*, únicamente se conserva el húmero, de modo que se pasó a estimar cuales serían sus proporciones. Para ello, se calcularon las relaciones entre el húmero y el fémur y tibia partiendo de una correlación logarítmica con saurópodos.

En el estudio previo de *Turiasaurus riodevensis* (Royo-Torres *et al.*, 2006), debido a la ausencia de la diáfisis del fémur y otros elementos esqueléticos, se estimaron los parámetros necesarios mediante ecuaciones alométricas de las proporciones húmero-femorales y húmero-tibiales de varios eusaurópodos no neosaurópodos, como *Cetiosauriscus stewarti* (Woodward, 1905), *Cetiosaurus oxoniensis* (Upchurch & Martin, 2003), *Jobaria tiguidensis* (Serenó *et al.*, 1999; Lapparent, 1960), *Omeisaurus maoianus* (Feng *et al.*, 2001) y *Mamenchisaurus youngi* (Ouyang & Ye, 2002), además de los saurópodos basales *Gongxianosaurus shibeiensis* (Luo & Wang, 2000) y *Kotasaurus yamanpalliensis* (Yadagiri, 1988) y del neosaurópodo basal *Ferganasaurus veržilini* (Alifanov & Averianov, 2003) (Figura 6.12.).

Dado que *Turiasaurus riodevensis* es el saurópodo más cercanamente emparentado con *Losillasaurus giganteus*, se creyó oportuno repetir esta metodología para así estimar el peso y longitud del saurópodo. Gracias a las citadas ecuaciones alométricas se puede estima la longitud y anchura del fémur, no representados en *Losillasaurus*.

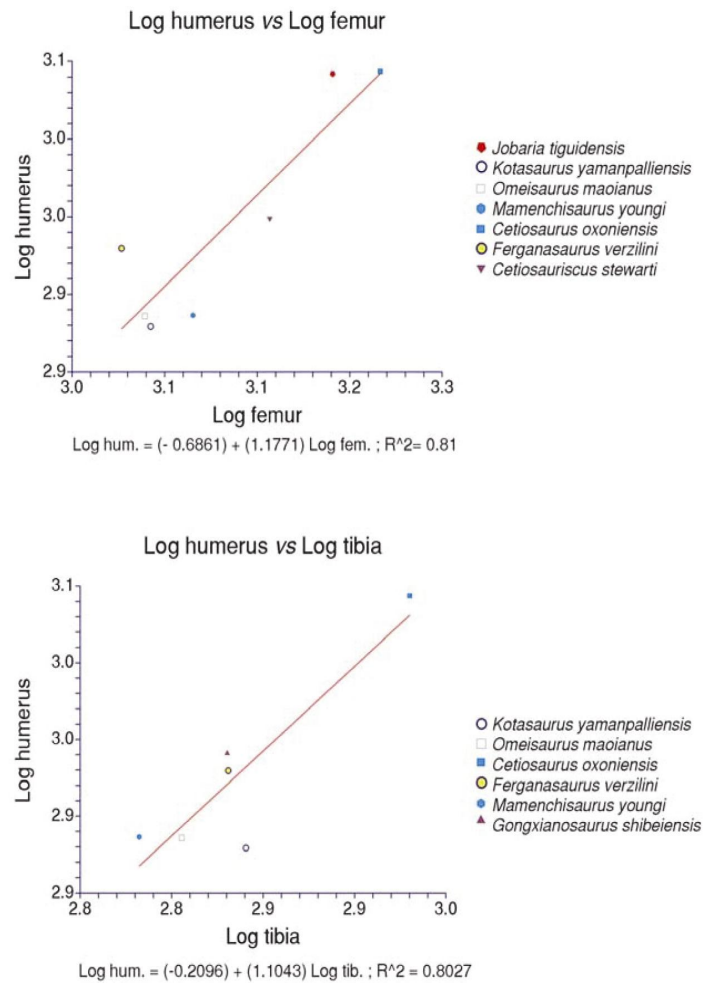


Figura 6.12. Relaciones alométricas húmero-femorales y húmero-tibiales de *Cetiosauriscus stewarti* (Woodward, 1905), *Cetiosaurus oxoniensis* (Upchurch & Martin, 2003), *Jobaria tiguidensis* (Serenio *et al.*, 1999; Lapparent, 1960), *Omeisaurus maoianus* (Feng *et al.*, 2001) y *Mamenchisaurus youngi* (Ouyang & Ye, 2002), *Gongxianosaurus shibeiensis* (Luo & Wang, 2000), *Kotasaurus yamanpalliensis* (Yadagiri, 1988) y *Ferganasaurus verzhilini* (Alifanov & Averianov, 2003). La ecuación que acompaña a cada gráfica fue utilizada para obtener las dimensiones de fémur y tibia en el caso de *Turiasaurus riodevensis* y *Losillasaurus giganteus*. Tomado de Royo-Torres *et al.*, 2006.

Con este método, se le estimó a *Turiasaurus riodevensis* un peso de entre 39,9 y 47,96 toneladas métricas (Royo-Torres *et al.*, 2006). Pero antes, como ya hemos comentado, se había estimado el valor de C_f mediante ecuaciones alométricas de las proporciones húmero-femorales de varios eusaurópodos no neosaurópodos, saurópodos basales y un neosaurópodo basal.

Más recientemente, Packard *et al.* (2009) revisaron las metodologías de estimación de pesos y, entre ellas, revisaron la ecuación de Anderson *et al.* (1985). Packard *et al.* (2009) concluyeron que los ajustes no lineales ofrecen un ajuste mejor que los logarítmicos. Su nueva fórmula para el ajuste no lineal es la siguiente:

$$M(g)=3,352 C_{h+f}^{2,125}$$

Para la estimación de la masa del saurópodo de Losilla, por lo tanto, seguimos el método de Anderson *et al.* (1985), recalculado por Packard *et al.* (2009). Para estimar la circunferencia media del fémur, nos guiamos por las proporciones calculadas para *Turiasaurus*, suponiendo que sus fémures sean tan semejantes como sus húmeros. Siguiendo este planteamiento, conociendo el perímetro mínimo del húmero de *Turiasaurus* (755 mm), habiéndose estimado el dato equivalente de su fémur (entre 794 y 902 mm), y conociendo el valor para el húmero de *Losillasaurus* (603 mm), el valor estimado de circunferencia de su fémur sería de 656 a 746 mm (Tabla 6.1.). Con estos datos, se obtuvo un valor de masa entre 12,9 y 15,0 toneladas, frente a las 22,66 a 27,35 que obtendríamos por el método de Anderson *et al.* (1985).

Elemento	Longitud (mm)	Circunferencia media (mm)	Diámetro transversal distal (mm)
Húmero	1430	603	410
Ulna	810	-	173
Radio	785	-	245
Fémur	1834*	656-746*	-

Tabla 6.1. Medidas de los huesos largos recuperados de *Losillasaurus giganteus*. Las medidas estimadas aparecen marcadas con un asterisco.

En cuanto a *Turiasaurus*, se ha recalculado su masa corporal de acuerdo con la metodología de Packard *et al.* (2009). Teniendo el valor del perímetro mínimo del húmero (755 mm), y habiéndose estimado el dato equivalente de su fémur (entre 794 y 902 mm), se obtuvo un valor de masa de entre 20,1 y 23,2 toneladas, casi la mitad de las previamente calculadas 39.9 a 47.96 toneladas métricas (Royo-Torres *et al.*, 2006). No obstante, este valor de masa no lo desmerece en absoluto como uno de los saurópodos gigantes, ya que

según este ajuste no lineal, *Diplodocus* pasaría a pesar 4 toneladas (estimación que estaría en consonancia con su nivel de neumaticidad, el máximo conocido en saurópodos) y *Giraffatitan* pesaría alrededor de 13 toneladas.

Respecto al tamaño en términos de longitud, Seebacher (2001) propone una ecuación de regresión entre la masa y la longitud para saurópodos, que es la siguiente:

$$\text{Masa (kg)} = 214,44 (\text{longitud total en m})^{1,46}$$

Esta relación es claramente problemática, puesto que la neumaticidad de los saurópodos les permitió aumentar de tamaño aligerando su peso. Por lo tanto, un cuello de cierto peso pudo ser más largo de lo estimado si éste era neumático. Y, a lo largo de la evolución de los saurópodos, unos desarrollaron mayor neumaticidad que otros.

No obstante, en ausencia de un esqueleto más completo que poder digitalizar para efectuar estimaciones de masa y tamaño, estos métodos son los que se han puesto en práctica. La reconstrucción esquelética realizada, recordemos, ha sido con fines divulgativos, y en ningún momento se han escaneado huesos reales, por lo que el modelado, replicado y escalado constante de elementos implican un grado de especulación y acumulación de errores que desaconsejan el uso de estos modelos para cálculos.

En el trabajo original de la descripción de *Turiasaurus*, aplicando el método de Seebacher (2001) sobre la masa de entre 39,9 y 47,96 toneladas métricas, el resultado obtenido fue de entre 36 y 39 metros de longitud (Royo-Torres *et al.*, 2006). Aplicando de nuevo el método de Seebacher (2001) a su masa reducida, *Turiasaurus* pasaría a medir entre 22,4 y 24,7 metros, y *Losillasaurus*, entre 16,5 y 18,3 metros de longitud. No obstante, para comprobar la validez de este método, se recalculó la longitud de *Diplodocus* y *Giraffatitan* en base a esta metodología. Según este método, *Diplodocus* pasaría a medir tan sólo 7 metros frente a los 27 metros que mide el mayor de los esqueletos recuperados. En cuanto a *Giraffatitan*, la estimación es de 16 metros, frente a los 23 metros que mide el ejemplar montado en el *Museum für Naturkunde* de Berlín. Por todo ello, no se recomienda el uso de la relación masa/longitud de Seebacher (2001), pasando a hablar únicamente de masa en aquellos dinosaurios saurópodos en los que los esqueletos estén incompletos.

6.3. Reconstrucción anatómica de *Turiasaurus*

Dado que la apariencia general de los saurópodos en vida no parece variar excesivamente, la mayor dificultad a la hora de reconstruir algunas especies consiste en que sean identificables. Un dato importante es el que nos aportan las proporciones de las extremidades, cuello y cola. Estas proporciones quedan establecidas una vez se cumple el Paso 1 de la reconstrucción, habiendo llegado a una reconstrucción esquelética hipotética con la que trabajar.

En cuanto a la articulación de este esqueleto, dado que no se pretende representar a *Turiasaurus* más allá que de manera estática o simplemente andando, esta tarea se simplifica enormemente. En caso de mayor grado de especulación para las posturas, deberíamos tener en cuenta las superficies de articulación de sus huesos y evaluar si las posturas adoptar són más o menos plausibles. La postura del cuello se basa en el trabajo de Taylor *et al.* (2009) que establece que los saurópodos habrían mantenido su cuello erguido, como la mayoría de animales actuales, en vez de la postura horizontal basada en la llamada ONP (postura osteológica neutral).

El Paso 2 es crear la imagen en vida del animal, con todo el tejido blando no conservado. Se trata de una tarea en múltiples capas, que se empieza reconstruyendo la musculatura más interna, tendones, ligamentos y cápsulas articulares. Las capas posteriores constituyen la musculatura externa, grasa, piel, membranas y apéndices relacionados, así como estructuras tegumentarias. Del estudio de las inserciones en cráneo y esqueleto axial (Capítulo 3) se desprende la conclusión de que estas características no varían respecto a los reconstruídos para otros saurópodos, de modo que, de nuevo, se simplifica enormemente el proceso.

Normalmente en reptiles, salvo las zonas de acumulación de tejido adiposo o los pliegues de piel, la mayor parte de su morfología externa viene dada por la reconstrucción de su musculatura, por lo que una reconstrucción precisa es menos complicada en estos casos (Antón & Sánchez, 2004). Así pues, la reconstrucción anatómica completa de *Turiasaurus* no representó una gran dificultad añadida.

Al igual que en el proceso de modelado digital de los huesos, en una primera fase se usó el software 3DS Max® para dar forma tridimensional al saurópodo completo. A partir de un cubo, y mediante extrusiones y movimientos de vértices, se fue perfilando la silueta del elemento en cada una de sus vistas.

Como se comentó previamente, en el proceso de reconstrucción del aspecto externo cobra una gran importancia la representación del tegumento. Si bien las impresiones tegumentarias no abundan en el registro fósil, existen varias impresiones de piel de saurópodo que nos aclaran que su piel estaba recubierta por escamas (Czerkas, 1993, 1994; Lockley & Hunt, 1995; Coria & Chiappe, 2007). Así pues, tras el modelado general de su morfología, se pasó a los detalles, usando el software ZBrush®. Posteriormente, desde el propio 3DS Max® se procedió a una proyección de su superficie, para así poder aplicarle una textura escamosa y coriácea realista.

En cuanto a los patrones de coloración, es en este caso en el que más especulación necesitamos. La mayoría de veces se aplica un razonamiento lógico, que combina el estudio de la coloración en sus parientes actuales con inferencias ecológicas referentes a camuflaje. Dado que en la actualidad los animales de mayor tamaño no presentan coloraciones vistosas, se ha preferido representar a *Turiasaurus* con un patrón de coloración poco llamativo, acercándolo a coloraciones pardas y grisáceas (Figura 6.13.).

Por último, dado que tenemos datos acerca de más fauna de dinosaurios de la Formación Villar del Arzobispo (ver capítulo 7), así como una idea del ambiente sedimentario (Capítulo 1, apartado 1.2.) podemos situar la reconstrucción de *Turiasaurus* en una reconstrucción del paleoambiente en el que habitaba.

Además de saurópodos turiasaurios, se ha citado la presencia de otros saurópodos como *Aragosaurus ischiaticus* (Sanz et al, 1987; Royo-Torres et al., 2014), así como diplodócidos (Royo-Torres et al., 2009a; Mannion et al., 2012) y titanosauriformes (Suñer et al., 2009). La abundancia de restos fósiles de estegosaurios, concretamente de *Dacentrurus* (Cobos et al., 2012), demuestran lo significativos que eran estos dinosaurios tireóforos a finales del Jurásico y el tránsito al Cretácico temprano en la Cordillera Ibérica (Casanovas-Cladellas et al., 1995a; Cobos et al., 2010; Company et al., 2010; Cobos & Gascó, 2013). Los

restos directos de ornitópodo son muy poco abundantes, pero parecen ser miembros basales de Ankylopollexia (Royo-Torres *et al.*, 2006; Gascó *et al.*, 2013). Por su parte, los dinosaurios terópodos son los menos representados, ya que de sus restos directos solo se han descrito dientes, que hemos podido agrupar recientemente en tres diferentes morfotipos: dromeosaurios, alosáuridos y megalosáuridos (Suñer *et al.*, 2005; Gascó *et al.*, 2012; Cobos *et al.*, 2014) (ver capítulo 7). Con toda esta información, se puede llegar a hacer reconstrucciones paleoambientales que integren a *Turiasaurus* con otros elementos de la fauna con la que convivió (Figura 6.13.).



Figura 6.13. Reconstrucción anatómica de *Turiasaurus riodevensis* (a) y reconstrucción integrada en el paleoambiente con un grupo de *Dacentrurus armatus* (b).

6.4. Discusión

Gracias al estudio de los huesos fósiles y las relaciones filogenéticas de *T. riodevensis* con el resto de Turiasauria y otros saurópodos se ha llegado a una hipótesis acerca de cómo pudo ser el organismo en su totalidad. A pesar de que no se ha conservado el esqueleto completo, se ha completado adjudicándole los valores más parsimoniosos de acuerdo con sus relaciones filogenéticas.

En la publicación original (Royo-Torres *et al.*, 2006) a *Turiasaurus* se le dio un valor de masa entre 39,9 y 47,96 toneladas métricas. Se ha recalculado su masa corporal de acuerdo con la metodología de Packard *et al.* (2009), obteniéndose un valor de masa de entre 20,1 y 23,2 toneladas, casi la mitad de las previamente calculadas (Royo-Torres *et al.*, 2006). No obstante, este valor de masa no lo desmerece en absoluto como uno de los saurópodos gigantes, ya que según este ajuste no lineal, *Diplodocus* pasaría a pesar 4 toneladas (estimación que estaría en consonancia con su nivel de neumaticidad, el máximo conocido en saurópodos, llegando a presentar fosas neumáticas hasta en vértebras caudales posteriores) y *Giraffatitan* pesaría alrededor de 13 toneladas.

El cálculo de la longitud a partir de la masa acarrea más problemas. Aplicando el método de Seebacher (2001) sobre la masa de entre 39,9 y 47,96 toneladas métricas, el resultado obtenido por Royo-Torres *et al.* (2006) fue de entre 36 y 39 metros de longitud (Royo-Torres *et al.*, 2006). Aplicando de nuevo el método de Seebacher (2001) a su masa reducida, *Turiasaurus* pasaría a medir entre 22,4 y 24,7 metros.

En cuanto a su pariente más cercano *Losillasaurus*, se obtuvo un valor de masa entre 12,9 y 15,0 toneladas, frente a las 22,66 a 27,35 que obtendríamos por el método de Anderson *et al.* (1985), y entre 16,5 y 18,3 metros de longitud.

Dado que debido a las diferencias en el grado de desarrollo del sistema de divertículos neumáticos dificulta esta relación masa/longitud, se puso a prueba la validez de este método usando saurópodos cuyo esqueleto es bien conocido. Se recalculó la longitud de *Diplodocus* y *Giraffatitan* en base a la metodología de Seebacher (2001). Según este método, *Diplodocus* pasaría a medir tan sólo 7 metros frente a los 27 metros que mide el mayor de los esqueletos recuperados. En cuanto a *Giraffatitan*, la estimación es de 16

metros, frente a los 23 metros que mide el ejemplar montado en el *Museum für Naturkunde* de Berlín. Por todo ello, no se recomienda el uso de la relación masa/longitud de Seebacher (2001), pasando a hablar únicamente de masa en aquellos dinosaurios saurópodos en los que los esqueletos estén incompletos.

En los casos en que se conserven esqueletos completos o casi completos, éstos se pueden digitalizar, ya sea mediante escaneo o fotogrametría, y estimar virtualmente su volumen y masa. Las reconstrucciones esqueléticas a partir del modelado digital, como la realizada de *Turiasaurus*, deben reservarse para fines divulgativos. Ya que no se realizan partiendo de escaneos de huesos reales, y el porcentaje de huesos recuperados es bajo frente al total del esqueleto, los procesos de modelado, replicado y escalado constante de elementos implican un grado de especulación y acumulación de errores que desaconsejan el uso de estos modelos para cálculos de volumen y masa.

Uno de los objetivos de esta tesis doctoral era la reconstrucción de los elementos óseos desaparecidos. A pesar de que no se ha conservado el esqueleto completo, se ha completado adjudicándole los valores más parsimoniosos de acuerdo con sus relaciones filogenéticas. Hay que tener en cuenta que toda reconstrucción de un dinosaurio debe ser tratada como hipótesis de trabajo, representando el conocimiento que se tiene en este momento acerca del animal. Sobre esta reconstrucción habrá que efectuar los cambios oportunos conforme avance nuestro conocimiento de los saurópodos.

En cuanto al objetivo de la estimación del tamaño de *Turiasaurus*, la hipótesis de trabajo y su contrastación quedan de la siguiente manera:

- **Hipótesis de trabajo:** las nuevas estimaciones de masa de *Turiasaurus* deben ser notablemente menores que las originalmente publicadas en 2006.
- **Resultado:** Se ha recalculado su masa corporal de acuerdo con la metodología de Packard *et al.* (2009), obteniéndose un valor de masa de entre 20,1 y 23,2 toneladas, casi la mitad de las previamente calculadas (Royo-Torres *et al.*, 2006). No obstante, este valor de masa no lo desmerece en absoluto como uno de los saurópodos gigantes, ya que según este ajuste no lineal todos los saurópodos obtienen una masa menor.



7. Presión de depredación y evolución del gigantismo

7.1. Introducción

7.1.1. Relación entre depredadores y presas de gran tamaño

7.2. Estudio de los dinosaurios terópodos de la Formación Villar del Arzobispo

7.2.1. Estudio de dientes terópodos aislados

7.2.2. Estudio de icnitas terópodas de gran tamaño

7.3. Discusión

7.1. Introducción.

Entre los factores externos que pueden impulsar el aumento de tamaño entre vertebrados fitófagos destaca, por un lado, la flora de la que se alimenten, incluyendo al aprovechamiento que realicen en su digestión. Por otro lado, la presión de depredación es otro factor importante de selección que favorece el aumento de tamaño en las presas, especialmente la ejercida por depredadores de gran tamaño (Sander *et al.*, 2010) (Figura 7.1.). Por ello se incluyó entre los objetivos de esta investigación la identificación de los potenciales depredadores de *Turiasaurus*.

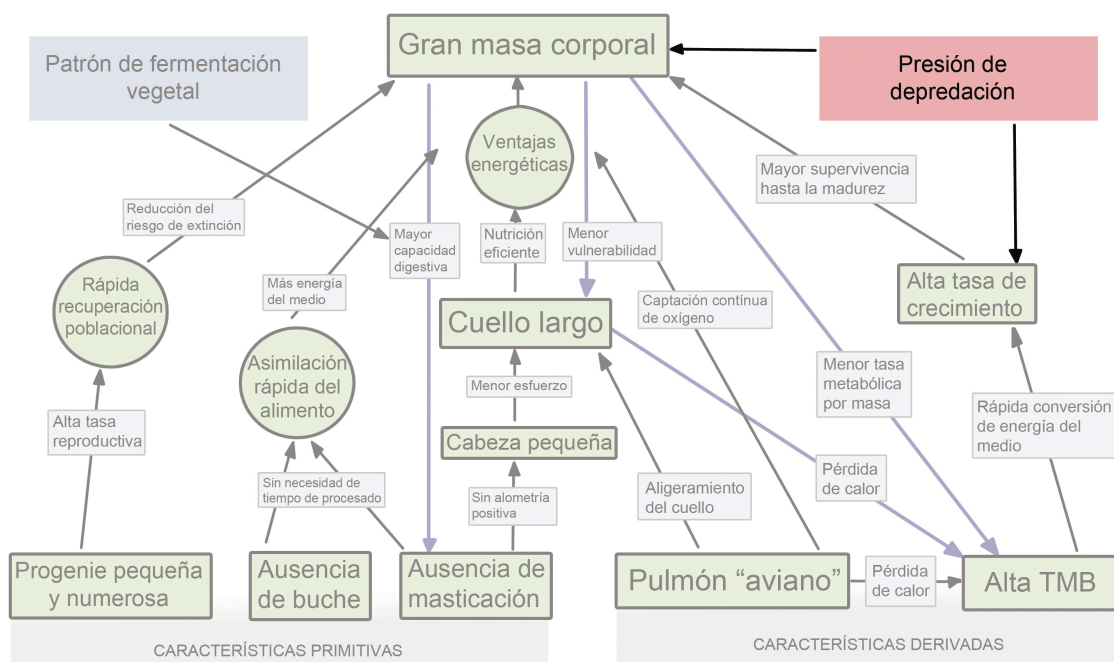


Figura 7.1. Sobre el esquema de la “hipótesis de evolución del gigantismo en saurópodos” se ha resaltado el papel de la presión de depredación como factor externo que potencia el aumento de tamaño corporal. Modificado de Sander *et al.* (2010).

Sin embargo, los restos de terópodo son escasos en la Formación Villar del Arzobispo, y se reducen principalmente a dientes aislados y huellas tridáctilas. En ausencia de más registro, se procedió al estudio de los dientes aislados de terópodo que se fueron recogiendo en las diferentes campañas de prospección y excavación en los yacimientos de la Formación Villar del Arzobispo, así como aquellas huellas tridáctilas que sugieran haber sido producidas por terópodos.

Como hipótesis de partida, dada la presencia de saurópodos gigantes, y al gran tamaño de algunos ornitíscuicos como *Dacentrurus*, cabe esperar la presencia de al menos un terópodo de gran tamaño entre su fauna de terópodos.

7.1.1. Relación entre depredadores y presas de gran tamaño

La carrera armamentística entre depredador y presa hizo que tanto entre terópodos como saurópodos existiese una tendencia a aumentar el tamaño. Por ello, algunos terópodos también llegaron a alcanzar tamaños gigantescos. Además, como sauríscuicos, también se vieron beneficiados de la neumaticidad, respiración aviana, alta tasa metabólica y oviparismo, posibilitándoles alcanzar grandes tamaño, gracias al cual pudieron depredar sobre estos saurópodos.

En sentido contrario, el gran tamaño de los terópodos también ejerció una presión de depredación con selección direccional hacia mayores tamaños en las presas (Sander *et al.*, 2010; Clauss, 2011; Preuschoft *et al.*, 2011). De hecho, esta relación depredador-presa también contribuyó a que algunos ornitíscuicos aumentaran de tamaño. Aunque la ausencia de neumaticidad y en algunos casos el procesado del alimento hiciesen que nunca llegaran a los tamaños tan extremos que alcanzaron algunos saurópodos.

Hasta el momento de la descripción de *Turiasaurus*, todos los saurópodos gigantes que se conocían habían sido descubiertos en el continente americano (*Diplodocus*, *Brachiosaurus* y *Sauroposeidon* en Norteamérica; *Argentinosaurus* y *Puertasaurus* en Sudamérica) o africano (*Paralititan* y *Giraffatitan*).

El género *Diplodocus* incluye a uno de los mayores dinosaurios gigantes descritos, como es “*Seismosaurus hallorum*” (Lucas *et al.*, 2006), ahora considerado como *Diplodocus hallorum*. Según algunos autores, otro de los gigantescos diplodócidos, “*Supersaurus vivianae*” (Lovelance *et al.*, 2007) también pertenecería a este género. Por otro lado, *Brachiosaurus altithorax* pudo alcanzar más de 20 metros (Holtz, 2008). Ambos pertenecen a los sedimentos del Jurásico superior de la Formación Morrison, junto con otros saurópodos como *Camarasaurus*. La presencia de tal cantidad de saurópodos de gran tamaño viene acompañado de terópodos de mediano a gran tamaño, como *Allosaurus fragilis*, (Marsh, 1877) *Epanterias amplexus* (Cope, 1878), *Sauropogonax maximus* (Stovall, 1950), cuatro

especies de *Ceratosaurus* (Marsh, 1884), *Marshosaurus* (Madsen, 1976) o *Torvosaurus*. (Galton & Jensen, 1979) De todos ellos, los que mayores tamaños pudieron alcanzar son *Epanterias* y *Torvosaurus*, aunque éstos géneros están representados por material más fragmentario.

En cuanto a otro de los supergigantes, el braquiosaurio *Sauroposeidon* (Wedel, et al, 2000) pertenece a sedimentos datados como Aptiense-Albiense de las formaciones Antlers y Cloverly. En estas formaciones el terópodo de mayor tamaño que se ha descrito es *Acrocanthosaurus atokensis* (Stovall & Langson, 1950), perteneciente al grupo de los carcarodontosaurios.

En la Formación Tendaguru de Tanzania, de donde procede *Giraffatitan* se ha descrito el carcarodontosaurio más antiguo, *Veterupristisaurus milneri* (Rauhut, 2011) y se ha citado la presencia de restos fragmentarios de *Allosaurus*, *Ceratosaurus* y un megalosaurio indeterminado (Rauhut, 2011).

El titanosaurio *Paralititan* procede de sedimentos cenomanienses de la Formación Bahariya en Egipto. En esta formación se han descrito grandes terópodos como *Spinosaurus aegyptiacus* (Stromer, 1915) o *Carcharodontosaurus saharicus* (Stromer, 1931), dos de los mayores terópodos que han existido de acuerdo con las estimaciones de su tamaño.

En cuanto a *Argentinosaurus*, *Puertasaurus* o el recientemente descrito *Dreadnoughtus* (Lacovara *et al.*, 2014), estas faunas de gigantescos titanosaurios del Cretácico superior de Argentina convivieron con carcarodontosaurios como *Mapusaurus* (Coria & Currie, 2006) o *Giganotosaurus* (Coria & Salgado, 1995). Este último también se cuenta entre los mayores terópodos que han existido.

Dada esta estrecha relación entre terópodos de gran tamaño y saurópodos gigantes, es esperable la presencia de al menos un terópodo de estas proporciones en la Formación Villar del Arzobispo.

7.2. Estudio de los dinosaurios terópodos de la Formación Villar del Arzobispo

Desde el punto de vista paleontológico, la Formación Villar del Arzobispo se caracteriza por la riqueza en yacimientos de fósiles de dinosaurios, pero los dinosaurios terópodos son los menos representados, siendo escasas sus huellas y sus restos directos, de los que a día de hoy solo se han descrito dientes (Suñer *et al.*, 2005; Gascó *et al.*, 2012; Cobos *et al.*, 2014).

En Europa se ha descrito la presencia de varios terópodos durante el Jurásico medio y superior, así como para el tránsito Jurásico-Cretácico. Se ha citado la presencia de los géneros *Torvosaurus*, *Ceratosaurus* y *Allosaurus* en Portugal, así como un dromeosaurio indeterminado (Antunes & Mateus, 2003; Malafaia *et al.*, 2010). Además, se han descrito dos nuevos géneros, *Lourinbanosaurus* (Mateus, 1998) y *Aviatyrannis* (Rauhut, 2003). El registro de *Allosaurus* en Portugal consiste principalmente en una colección de restos craneales y postcraneales de varios individuos procedentes de los yacimientos de Andrés y Cambelas, asignados a *Allosaurus fragilis* (Dantas *et al.*, 1999; Malafaia *et al.*, 2007, 2009; Pérez-Moreno *et al.*, 1999). Otros restos incluyen un pequeño maxilar de Mina de Guimarota, interpretado como perteneciente a un individuo joven de *Allosaurus* (Rauhut & Fechner, 2005) y un fragmento posterior de cráneo procedente de Vale Frades, Lorinha, holotipo de *Allosaurus europaeus* (Mateus *et al.*, 2006). Esta última especie se considera sinónima de *Allosaurus fragilis* (Malafaia *et al.*, 2007). Así mismo, existe una colección de dientes de Porto das Barcas y Guimarota que han sido también asignadas a *Allosaurus* (Rauhut, 2000; Rauhut & Kriwet, 1994; Zinke, 1998). En cuanto a *Torvosaurus*, se ha citado material fragmentario en varios yacimientos de Portugal, y recientemente se ha definido la especie *Torvosaurus gurneyi* (Hendrickx & Mateus, 2014). En Alemania se ha citado la posible presencia de dromeosaurios velociraptorinos basada en dientes aislados (Van der Lubbe *et al.*, 2009) de la localidad tipo de *Europasaurus holgeri* (Laven 2001; Sander *et al.*, 2006). Aparte, varios terópodos fueron descritos desde el siglo XIX en las calizas de Solnhofen, como el propio *Archaeopteryx* (Meyer, 1861), *Compsognathus* (Wagner, 1859) y más decientemente, *Juravenator* (Göhlich & Chiappe, 2006). En cuanto a España, los restos de terópodos de las edades comprendidas desde el Jurásico superior hasta el Cretácico basal

son escasos. En Asturias se han descrito una vértebra caudal y dos dientes en la Formación Vega (Ruiz-Omeñaca 2010), y otros diez dientes se han encontrado en la Formación Lastres (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2009). Sólo algunas de ellas han sido identificadas como Carnosauria? indet. (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2009).

La mayoría de terópodos conocidos para el Jurásico superior provienen de la Formación Morrison de Norteamérica, como *Ceratosaurus* (Marsh, 1884), *Allosaurus* (Marsh, 1877), *Saurophaganax* (Chure, 1995), *Torvosaurus* (Galton & Jensen, 1979), *Marshosaurus* (Madsen, 1976), *Stokesosaurus* (Madsen, 1974), *Ornitholestes* (Osborn, 1903), *Coelurus* (Marsh, 1879), *Tanycolagreus* (Carpenter *et al.*, 2005), *Elaphrosaurus* (Chure, 2001) y *Koparion* (Chure, 1994).

Otra notable formación de estas edad que ha proporcionado abundantes restos fósiles de dinosaurios es la Formación Tendaguru en Tanzania. Se han descrito hasta siete especies diferentes de terópodos, incluyendo el ceratosaurio *Elaphrosaurus bambergi* (Janensch, 1920), un probable ceratosáurido, un pequeño abelisauroideo, un probable abelisáurido, un pequeño tetanuro no celurosaurio, un posible megalosauroide y el carcarodontosáurido *Veterupristisaurus milneri* (Rauhut, 2011).

Los restos directos de terópodos dentro de la Formación Villar del Arzobispo en España son muy escasos, normalmente relegados a elementos aislados, en su mayoría dientes. En Galve, en el yacimiento Carretera se describió una vértebra caudal de terópodo (Barco & Ruiz-Omeñaca, 2001a). Así mismo, tres dientes aislados se han citado en otros puntos, como el yacimiento Cuesta Lonsal-1, asignado a un terópodo indeterminado, otro diente fragmentario en Las Cerradicas 2, asignado a un celurosaurio indeterminado (Barco & Ruiz-Omeñaca, 2001b) y un tercer diente de gran tamaño procedente del yacimiento Collado de la Abeja, identificado como perteneciente a un gran alosauroideo (Canudo *et al.*, 2006).

El registro es aun menor en la sección de la Formación en la provincia de Valencia.. Un diente aislado del yacimiento Benicatzara fue asignado a un carnosaurio por Casanovas *et al.* (1993), reasignado a terópodo indeterminado por Ruiz-Omeñaca y Canudo (2003). Otro diente aislado de Benagéber descrito por Royo y Gómez (1927), fue identificado por el autor como perteneciente a *Megalosaurus cf. dunkeri*; y más recientemente asignado a un

dromeosaurio indeterminado (Ruiz-Omeñaca & Pereda-Suberbiola, 1999). Finalmente, unos cuantos dientes aislados han sido descritos en varios yacimientos de Alpuente (Abella & Suñer, 2004; Suñer *et al.*, 2005; Suñer & Martín, 2009). Así como una falange ungueal (Suñer *et al.*, 2005).

Más recientemente, se realizó el estudio que se describe en este capítulo, identificando tres morfotipos (Gascó *et al.*, 2012). De entre toda la muestra de dientes de terópodo, cabe destacar un diente aislado de gran tamaño, (CPT-1980) con características semejantes a las del diente de Collado de la Abeja en Galve (Canudo *et al.*, 2006) o el diente La Fonseca en Alpuente (Suñer *et al.*, 2005). Este diente, CPT-1980, sin embargo, es claramente mayor que todos ellos, procede del yacimiento RD-39 en Riodeva y fue en principio asignado a Allosauroidea indet. por Royo-Torres *et al.* (2009b). Otro morfotipo de dientes, de significativamente menor tamaño, pero aún tentativamente pertenecientes terópodos de tamaño medio-grande fue denominado como “Morfotipo B”. Un tercer morfotipo de dientes de pequeño tamaño, denominado como “Morfotipo C” pudo pertenecer a un terópodo de pequeño tamaño.

En cuanto a los restos indirectos, si bien existen no pocos yacimientos con icnitas tridáctilas, es difícil separar aquellas que pudieron ser producidas por terópodos de aquellas producidas por ornitópodos. Algunas muestran una morfología más cercana a la terópoda, incluyendo marcas de las garras, como en el yacimiento El Castellar (CT-1) (Alcalá *et al.*, 2003; Cobos *et al.*, 2013), Ababuj (Alcalá *et al.*, 2012) y El Hontanar (Alpuente) (Santisteban *et al.*, 2007).

7.2.1. Estudio de dientes terópodos aislados

En total veintiocho dientes de terópodo se recuperaron de cuatro yacimientos localizados en la Unidad B de la Formación Villar del Arzobispo en el área de Riodeva. Estos dientes muestran un rango de tamaños desde menos de 10 mm hasta casi 100 mm de altura de la corona. La mayoría de especímenes están representados por coronas dentarias. Todos ellos se hayan depositados en las colecciones de la FCPTD (Museo Aragonés de Paleontología). Las siglas de cada pieza se detallan en la tabla 7.2. La colección de dientes de terópodo de Tendaguru depositada en el MNB se usó como comparación, así como la base de datos publicada por Smith *et al.* (2005) y Smith & Lamanna (2006).

Medidas dentales

En este trabajo se sigue la terminología de Smith et al (2005), así como descripciones topológicas. Las medidas se tomaron usando un calibre digital. Las coronas dentarias se caracterizaron usando principalmente los valores de CBL, CBW, CH y AL (ver Tabla 7.1.) siempre que fue posible (ver Smith *et al.* 2005, fig. 1). Debido a la ausencia de denticulos mesiales en algunos dientes, el análisis del tamaño de los denticulos se basó principalmente en los valores DAVG. Cuando fue posible, se tomaron los valores de MAVG y DSDI (ver tabla 7.1). Debido a su fragmentación, no todas las medidas pudieron tomarse de manera precisa para cada diente, en cuyo caso éstas fueron estimadas (ver pie de tabla 7.2).

Abreviatura	Significado
CBL=FABL	Longitud mesiodistal en la base de la corona
CBW=BWL	Longitud labiolingual en la base de la corona
CBR	Relación de la base de la corona CBW/CBL
CH=TCH	Altura de la corona
AL	Longitud desde el ápice hasta la base de la corona
CA	Ángulo de la corona entre CBL y AL
CHR	Relación CH/CBL
MA	Número de denticulos en el borde mesial apical por cada 5 mm
MC	Número de denticulos en el borde mesial central por cada 5 mm
MB	Número de denticulos en el borde mesial basal por cada 5 mm
DA	Número de denticulos en el borde distal apical por cada 5 mm
DC	Número de denticulos en el borde distal central por cada 5 mm
DB	Número de denticulos en el borde distal basal por cada 5 mm
MAVG	Densidad media de denticulos en el borde mesial por cada 5 mm
DAVG	Densidad media de denticulos en el borde distal por cada 5 mm
DSDI	Índice de la densidad de los denticulos MAVG/DAVG

Tabla 7.1. abreviaturas de las principales medidas tomadas a los dientes de terópodo.

Análisis estadísticos

Se realizó un Análisis de Componentes Principales (PCA) con el software Statistica 7.1 (StatSoft, Tulsa, OK) para crear un morfoespacio multivariable que incluyera tanto la base de datos de terópodos conocidos como la muestra de Riodeva. Así mismo, se usó el software PAST (Hammer *et al.* 2001) para la representación y visualización de las medidas de los dientes en varias gráficas, realizar un análisis de correlación lineal, así como un análisis cluster para verificar si la muestra de dientes pertenecía a una misma población o si representaban morfotipos diferentes.

Sigla	CBL	CBW	CBR	CH	AL	MAVG	DAVG	DSDI
CPT- 1283	4,06	2,27	0,56049	5,35	5,92	29,3	27,5	1,0655
CPT- 1326	8,45	5,13	0,6071	16,54	?	?	16	?
CPT- 1327	8,41	3,98	0,473246	14,58	15,76	?	28	?
CPT- 1433	5,08	3,13	0,61614	10,71?	10,99?	?	30?	?
CPT- 1437	12,96	6,66	0,51389	30,54	31,43	20,5	21	0,976
CPT- 1443	4,15	2,28	0,54939	5,49	6,66	?	30	?
CPT- 1518	10,55	4,88	0,462559	29,43	31,56	21	22	0,955
CPT- 1658	3,68	2,43	0,6603	6,15	6,11	?	31,25	?
CPT- 1659	4,27	2,59	0,60656	6,76	7,25	33,3	24,17	1,3777
CPT- 1660	?	5,65	?	15,96	16,5	30	?	?
CPT- 1980	43,11	19,88	0,461146	98,22	101,9	6	9	0,6667
CPT- 2126	3,99	2,06	0,51629	6,3	7,11	?	32,5	?
CPT- 2331	9,16	5,5	0,6004	19,54	21,54	25	20	1,25

Tabla 7.2. Muestra de dientes de terópodo procedentes de la Formación Villar del Arzobispo en el área de Riodeva. Las medidas de anundancia de denticulos están tomadas por cada 5 mm.

Sistemática de terópodos

La filogenia de Theropoda que se sigue está basada principalmente en la publicada por Holtz & Osmólska (2004), Smith *et al.* (2007), Brusatte & Sereno (2008), Benson *et al.* (2010) y Benson (2010), incluyendo la posición filogenética de Megalosauroides y un análisis filogenético detallado de Allosauroides.

El uso de la morfología dental con propósitos taxonómicos ha sido discutido por varios autores (Currie *et al.*, 1990; Rauhut & Werner, 1995; Sankey *et al.*, 2002). Currie *et al.*, (1990) demostraron que las características dentales pueden ser útiles para clasificar Theropoda a un nivel supragenérico. Rauhut & Werner (1995) revisaron su metodología para incluir diferencias en el tamaño de los denticulos entre ambas carenas en un mismo diente. Este parámetro ha resultado ser independiente del tamaño del diente, lo cual es muy útil para su uso taxonómico.

Se sabe muy poco acerca de los cambios ontogenéticos en los dientes de terópodo, pero se han descrito cambios dramáticos en tiranosauroides (Carr & Williamson, 2004). Por último, Smith *et al.* (2005) propusieron que una identificación comparativa a nivel genérico era posible basándose en dientes aislados, mientras haya evidencia mediante otros restos fósiles de la presencia del taxón en el mismo yacimiento, como elementos del esqueleto craneal y postcraneal. Así mismo, estos autores propusieron que la variación dental a lo

largo de la posición en la mandíbula tiene poco impacto en la identificación de dientes aislados, siendo Tyrannosauroides el único clado donde la heterodoncia es significativa (Smith *et al.*, 2005). Otras publicaciones acerca de la validez taxonómica de los dientes de terópodo son Farlow *et al.* (1991), Fiorillo & Currie (1994), Holtz *et al.* (1998), Park *et al.* (2000), Rauhut (2002), Sankey *et al.* (2002), Perea *et al.* (2003) y Sweetman (2004).

Paleontología sistematica

En total, más de veinte dientes de terópodo han sido recuperadas desde el inicio de los trabajos de prospección y excavación en el área de Riodeva. Sin embargo, muchos de estos restos dentarios son demasiado fragmentarios para su uso en estudios taxonómicos, reduciéndose a 13 el número de dientes susceptibles de ser usados en análisis estadísticos. Dos de ellos, con sigla CPT- 1608 y CPT-1015, poseen una morfología diferente a los dientes descritos en este estudio, pero su nivel de conservación sugiere cautela a la hora de definir otro morfotipo (Gascó *et al.*, 2011). De entre el resto de dientes estudiados, se han definido tres morfotipos.

Morfotipo A

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1888

Theropoda Marsh, 1882

Tetanurae Gauthier, 1986

Megalosauridae Fitzinger, 1843

?Megalosauridae indet.

Espécimen referido: CPT-1980

Descripción: El diente referido a este morfotipo representa el diente de terópodo de mayor tamaño descrito en España (Figura 7.2. a-e) y fue inicialmente atribuido a Allosauroidea por Royo-Torres *et al.* (2009b). Esta corona dental fue hallada en el yacimiento RD-39 y muestra marca de desgaste a lo largo de ambos márgenes mesial y distal. No conserva restos de la raíz.

CPT-1980 tiene un CH de 98.22 mm. El CBW es 19.88 mm y el CBL es 43.11 mm. Está comprimida labiolingualmente y curvada ligeramente mesiodistalmente. El CBL es el doble que el valor de CBW. Podría identificarse como un diente maxilar o del dentario, basado en las posiciones totalmente mesial y distal de las carenas y a su morfología simétrica. La base muestra una fractura, así que es improbable que fuese mudada de forma natural, siendo más probable que se rompiese, ya fuese en vida o una vez el animal hubiese

muerto. La superficie labial de la corona es suavemente convexa, y la sección transversal es elíptica. El borde mesial es convexo, mientras que el distal es prácticamente en la base y ligeramente cóncavo en su mitad apical. La mayor parte de la superficie de la corona es lisa. Los dentículos de las carenas mesial y distal tienen similar tamaño, que disminuye hacia la base, ocupando toda la carena distal y desapareciendo en la zona basal de la carena mesial. El número de dentículos varía entre 7 y 11 por cada 5 mm, aumentando su número hacia la base de la corona. Éstos son perpendiculares a la carena, con morfología de cincel. Entre los dentículos se observan unas incipientes estrías o arrugas curvadas con orientación convexa hacia el ápice y cóncava hacia la base. El ápice del diente se infiere afilado.

Discusión: CPT-1980 posee características muy semejantes a MAP-4473, FS-1 e IPS-G1, por lo que se consideran pertenecientes al mismo morfotipo (Cobos *et al.*, 2014), aunque la naturaleza fragmentaria de algunos de ellos impide la toma de todas las medidas.

CPT-1980 fue comparado con los dientes de clados de terópodos que incluyen representantes de gran tamaño, como Ceratosauria, Spinosauroida (Megalosauroida), Allosauroida y Tyrannosauroida (Brusatte & Sereno, 2008; Holtz & Osmólska, 2004). Aunque su gran tamaño descarta a priori su pertenencia a clados como Maniraptoriformes, las diferencias en la abundancia de dentículos también difiere de la que muestra este grupo (Royo-Torres *et al.*, 2009b). CPT-1980 ha sido comparado con dientes de Ceratosauria. Los ceratosaurios en general muestran la posesión de dentículos en ambas carenas desde la base hasta el ápice (Canudo *et al.*, 2006) mientras que CPT- 1980 no muestra dentículos en la mitad basal de la carena mesial (Royo-Torres *et al.*, 2009b). La superficie mesiodistal de CPT-1980 es convexa, mientras que el ceratosaurio *Genyodectes* posee dientes con la superficie prácticamente plana (Rauhut, 2004). CPT-1980 también fue comparado con dientes del abelisaurio *Majungatholus*, pero los dientes maxilares y dentarios de este género poseen un margen distal completamente recto (Smith, 2007), mientras que en CPT-1980 éste es suavemente cóncavo (Royo-Torres *et al.*, 2009b). La morfología general de CPT-1980 es completamente diferente de la que muestran los Tyrannosauroida (Brusatte *et al.*, 2010; Sereno *et al.*, 2009; Smith, 2005).

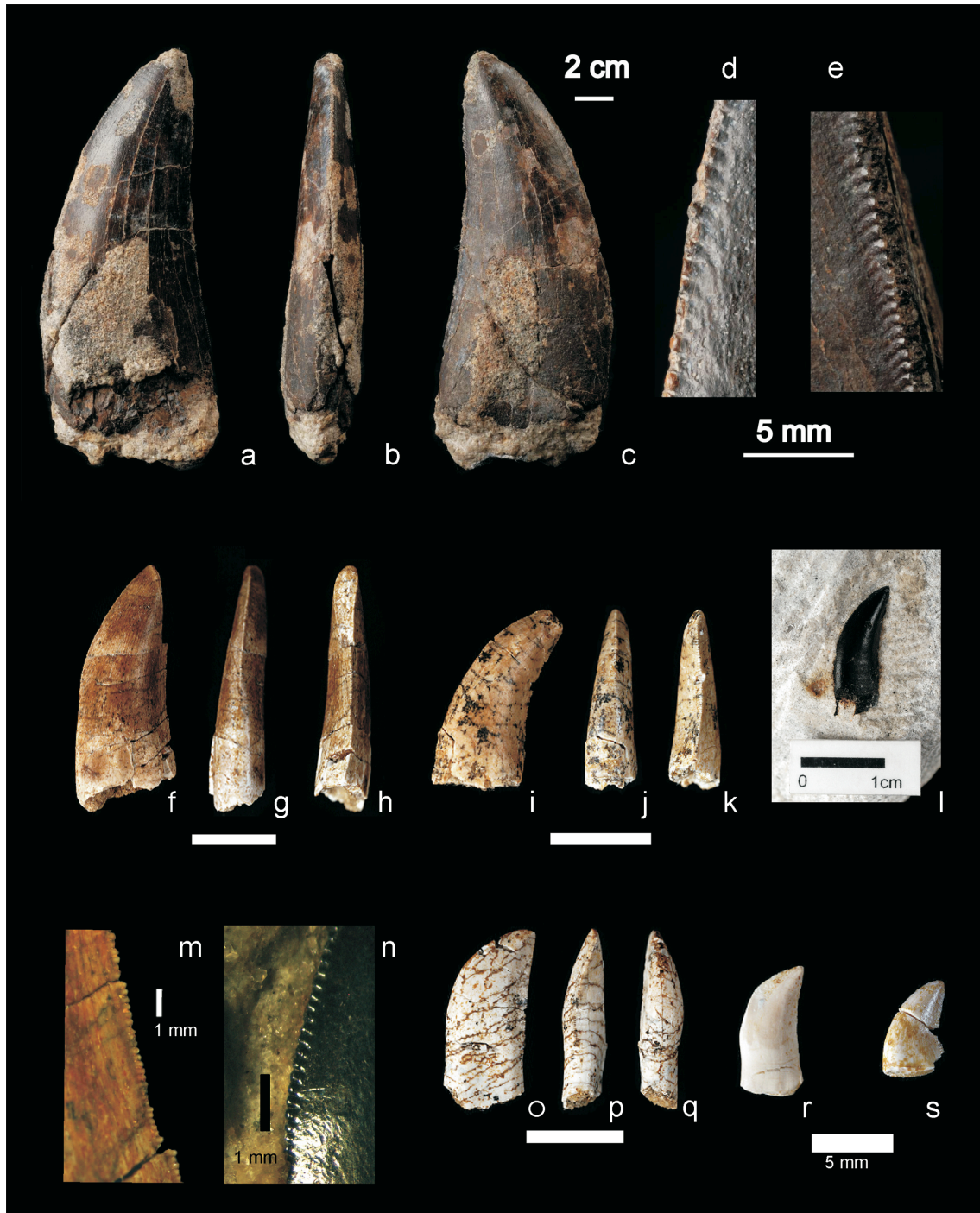


Figura 7.2 Varios dientes de terópodo de Riodeva. a–d diente del Morfotipo A (CPT- 1980) en vista lateral (a, c) y mesial (b). Se muestran en detalle los dentículos mesiales (d) y distales (e). Imágenes tomadas de Royo-Torres *et al.* (2009b). f–n dientes del morfotipo B (CPT-1437, -2331, -1660) en vista lateral (f, i, l), mesial (g, j) y distal (h, k). Detalle de los dentículos (m, n). o–s Dientes del Morfotipo C (CPT- 1327, 1443, 2126) en vista lateral (o, r, s), distal (p) y mesial (q). Tomado de Gascó *et al.* (2012).

CPT-1980 fue comparado con dientes del clado Megalosauridae, los cuales son muy semejantes. La presencia de Megalosauridae se ha descrito en Norteamérica, África y Europa, y algunos de sus representantes también alcanzaron grandes tamaños. El género *Megalosaurus* se basa en un dentario (OUMNH J.13505b) del Jurásico Medio de Oxfordshire en Inglaterra (Buckland, 1824). En varias publicaciones se le ha considerado un miembro de Megalosauridae dentro de Spinosauroida (Holtz & Osmólska, 2004). Benson *et al.* (2010) confirmaron recientemente esta clasificación realizando el primer análisis filogenético de los Theropoda basales. CPT- 1980 es muy semejante a los dientes de *Megalosaurus* y *Torvosaurus*, incluyendo la posesión de suaves estrías o arrugas en su superficie (Brusatte *et al.*, 2007). Así pues, Megalosauridae es un grupo candidato al que CPT-1980 y otros dientes semejantes podrían haber pertenecido.

Otro grupo con características muy semejantes a las de CPT-1980 es Allosauroida sensu Brusatte & Sereno (2008) y Benson *et al.* (2010). La presencia de allosauroides se ha descrito en la Formación Morrison de Norteamérica (Chure *et al.*, 2006; Marsh, 1878) así como en la africana Formación Tendaguru (Janensch, 1925; Steel 1970). Los cuatro clados en los que se puede subdividir Allosauroida, que son Carcharodontosauridae, Neovenatoridae, Allosauridae y Sinraptoridae, generalmente muestran dientes parecidos. Todos tienen un valor de DSDI semejante a CPT-1980, y sus dentículos también muestran la típica morfología de cincel. CPT-1980 se ha comparado con los dientes de *Allosaurus* del Kimmeridgiense–Titoniense of Portugal (Malafaia *et al.*, 2007), y ambos tienen en común la presencia de dentículos en los dos tercios o la mitad apical de la carena mesial, así como la morfología regular de sus dentículos (Royo-Torres *et al.*, 2009b).

Carcharodontosauria incluye Carcharodontosauridae y Neovenatoridae (Benson *et al.*, 2010). *Neovenator* posee dientes típicos de allosauroides, con 12 dentículos por cada 5 mm (Hutt *et al.* 1996), mientras que CPT-1980 posee seis medialmente y nueve distalmente. *Carcharodontosaurus* y *Giganotosaurus* se caracterizan por mostrar arrugas o estrías muy marcadas en la superficie de los dientes. Estas estrías son semejantes a las descritas también en Tyrannosauroida y Spinosauroida (o Megalosauroida) (Brusatte *et al.*, 2007). Ya que CPT-1980 se excluye de los clados Tyrannosauroida y Spinosauridae, los grupos cuyos dientes muestran una mayor semejanza son Carcharodontosauria y Megalosauridae. Las estrías en el espécimen no son tan marcadas como en *Carcharodontosaurus* y *Giganotosaurus*, siendo más semejantes a las descritas en *Megalosaurus* o *Torvosaurus*.

Basándonos en estas semejanzas, CPT-1980 podría ser asignado como perteneciente a un carcarodontosaurio o un megalosaurio. *Carcharodontosauridae* ha sido tradicionalmente considerado un grupo típicamente Cretácico, pero recientemente se describió el miembro más antiguo de su linaje, *Veterupristisaurus milneri* (Rauhut, 2011) del Jurásico superior de Tendaguru (Tanzania). También algunos dientes procedentes de Tendaguru, y previamente asignadas a *Megalosaurus(?) ingens* han sido reasignadas a *Carcharodontosauridae* (Rauhut, 2011). CPT-1980 se diferencia de estos dientes en su menor valor de DSDI, sus estrías menos marcadas, su ausencia de dentículos mesiales basales y su CBL más bajo en relación a su altura. Al discutir las afinidades de los dientes de Tendaguru, Rauhut (2011) apunta que estas estrías en no alosauroides asemejan ser líneas de crecimiento laterales, como es el caso de CPT-1980 y de los dientes de *Megalosaurus* o *Torvosaurus* (Gascó *et al.*, 2012).

Se ha descrito material craneal y postcraneal perteneciente a *Torvosaurus* en el Jurásico Superior de Portugal (Mateus & Antunes 2000; Mateus *et al.* 2006; Malafaia *et al.*, 2008) llegando a definirse recientemente la especie *Torvosaurus gurneyi* (Hendrickx & Mateus, 2014). Además, Malafaia *et al.* (2012) también mencionan la presencia de dientes muy semejantes a las descritas aquí. CPT-1980, al igual que MAP-4473, FS-1 y IPS-G1 poseen una densidad de dentículos muy semejante a los dientes del *Torvosaurus* portugués [por ejemplo DC=8 en Mateus *et al.*, (2006): fig. 6 o MC=9–10 en Malafaia *et al.*, (2008)]. Aunque Royo-Torres *et al.* (2009b) describieron algunas diferencias entre CPT-1980 y los dientes de *Torvosaurus*, éstas son diferencias menores que podrían explicarse como variación a lo largo de la serie dental del mismo individuo (Smith *et al.*, 2005). Además, resulta plausible que los mayores dientes de la Formación Villar del Arzobispo, agrupados como Morfotipo A (Gascó *et al.*, 2012) pudieran relacionarse con *Torvosaurus* u otro taxon dentro de *Megalosauridae* (*sensu* Carrano *et al.*, 2012). Sin embargo, dada la naturaleza fragmentaria del material, se aconseja ser cauto con esta asignación.

Morfotipo B

Theropoda Marsh, 1882

Tetanurae Gauthier, 1986

Allosauroidae Currie & Zhao, 1993

Allosauridae Marsh, 1878

Allosauridae indet.

Especímenes referidos: CPT-1660, CPT-1518, CPT-2331, CPT-1437, CPT-1326

Descripción: El material estudiado consiste en cinco coronas dentarias del yacimiento RD-10 (Figura 7.2. f-n). Son un 30% menores que la corona dentaria del Morfotipo A pero un 25% mayores que las referidas al Morfotipo C. Su CH varía desde 25.97 a 31.73 mm. Todas ellas están fuertemente comprimidas labiolingualmente, con su valor de CBL doblando el de su CBW. Por ello, se interpretan como probables dientes maxilares o dentarios (Farlow *et al.*, 1991; Fiorillo & Currie, 1994). Las coronas se curvan distalmente prácticamente desde su base, siendo esta curvatura más evidente en el borde mesial. Los denticulos son rectangulares y con morfología de cincel en ambas carenas. El valor de MAVG varía entre 21 y 27, y el de DAVG entre 17 y 23. La relación CBL/CBW es cercana a 2:1. No muestra denticulos mesiales en la mitad basal de la corona. Su sección basal es lenticular, y no muestra signos de compresión debida a procesos diagenéticos. La superficie del esmalte es lisa, sin estría alguna.

Discusión: Los dientes de este grupo se compararon con los dientes pertenecientes a los mismos clados que en el caso del Morfotipo A. Su asignación a grupos como Tyrannosauroidae, Spinosauroidae, Ceratosauria o Deinonychosauria fue descartada debido a su morfología claramente diferente (Canudo *et al.*, 2006; Holtz 2004; Madsen & Welles, 2000; Naish *et al.*, 2001; Sereno *et al.*, 1998; Smith, 2005). El grupo con el que los dientes del Morfotipo B tienen más características en común es Allosauroidae. Su morfología básica es muy semejante, con su carena mesial curvada hacia distal prácticamente desde la base. Sin embargo y en contraste con el Morfotipo A, no hay rastro de estrías.

Estos dientes son muy semejantes a los dientes de *Allosaurus* en forma y proporciones. La relación CBL/CBW de 2:1, es un valor descrito para *Allosaurus* por Zinke (1998). Además, los dientes del Morfotipo B tienen más características en común con los

de *Allosaurus*: su sección en base es lenticular, sus dentículos mesiales aparecen únicamente en la mitad apical, y la densidad de dentículos es semejante en ambas carenas (ver Malafaia *et al.*, 2007 para descripciones de dientes de *Allosaurus* de Portugal). Por estas razones, el origen de los dientes del Morfotipo B se asigna a un probable alosáurido.

Morfotipo C

Coelurosauria Huene, 1914

Maniraptora Gauthier, 1986

Dromaeosauridae Matthew & Brown, 1922

Dromaeosauridae indet.

Especímenes referidos: CPT-1658, CPT-1659, CPT-2126, CPT-1327, CPT-1433, CPT-1443, CPT-1283

Descripción: Además de por su pequeño tamaño, este morfotipo se caracteriza por sus diferentes proporciones respecto a los otros dos morfotipos identificados. Proceden de dos yacimientos diferentes de Riodeva, RD-10 y RD-13. Todos ellos muestran una buena conservación y prácticamente no muestran desgaste (Figura 7.2. o-s). Dos de ellos (CPT-1327 y CPT-1443) conservan parte de la raíz conservada, pero el resto únicamente conservan la corona. En estos últimos no hay signos de reabsorción. Su valor de CH varía entre 12.05 y 5.17 mm. La corona se curva ligeramente hacia su borde distal, siendo su carena distal prácticamente recta hasta el ápice. Los dentículos son rectangulares, con forma de cincel, en ocasiones con un borde superior ligeramente más largo. Su valor de MAVG se encuentra entre 29.3 y 33.3, pero en ocasiones no presentan dentículos mesiales, y no hay evidencia que sugiera que esta ausencia sea debida a desgaste o diagénesis. Los valores de DAVG varían entre 24.2 y 32.5, y su CBL se encuentra entre 8.51 y 3.78 mm. La sección en su base es elíptica, y la superficie del esmalte es lisa.

Discusión: Los dientes de este morfotipo fueron comparados principalmente con dientes pertenecientes a clados con representantes de tamaño pequeño y medio. Sin embargo, gracias al estudio de las afinidades de los morfotipos A y B podemos descartar su pertenencia a los clados Tyrannosauroidae, Spinosauroidae, Allosauroidae o Ceratosauria,

debido a las diferencias en las características que presentan (Canudo *et al.*, 2006; Holtz, 2004; Naish *et al.*, 2001; Sereno *et al.*, 1998; Smith, 2005; Zinke, 1998).

La ausencia de dentículos mesiales es de gran utilidad, descrito en algunos clados dentro de Deinonychosauria (Dromaeosauridae + Troodontidae) (Colbert & Russell, 1969). Los valores de CBL y CBW del morfotipo C encajan con los descritos para Deinonychosauria. Los dientes de troodontidos normalmente poseen dentículos curvados y de gran tamaño, en comparación con el tamaño de la corona (Currie, 1987; Makovicky & Norell, 2004). En Dromaeosauridae se observan dentículos pequeños y rectos, y en ocasiones estos dentículos son ligeramente más grandes en la carena distal (Averianov *et al.*, 2003; Currie *et al.*, 1990; Norell & Makovicky, 2004). Dentro de Dromaeosauridae, Dromaeosaurinae y Velociraptorinae se pueden diferenciar a nivel dental según Currie (1995): Velociraptorinae se caracterizaría por dentículos menores en la carena mesial o una total ausencia de ellos. Siguiendo este criterio, el tamaño, densidad y forma de los dentículos de los dientes del morfotipo C podría llevarnos a clasificarnos como pertenecientes a Velociraptorinae. Sin embargo, otros trabajos (Rauhut, 2002; Sweetman, 2004) describen ausencia de dentículos mesiales en algunos dientes de Dromaeosaurinae.

7.2.2. Estudio de icnitas terópodos de gran tamaño

Como se ha comentado anteriormente, las icnitas de grandes terópodos no abundan en la Formación Villar del Arzobispo, habiéndose descrito únicamente en tres yacimientos, El Castellar y Ababuj en la provincial de Teruel (Alcalá *et al.*, 2003; 2012; 2014) y El Hontanar en Valencia (Santisteban *et al.*, 2007).

El yacimiento El Castellar (CT-1) se sitúa en la subcuenca del Peñagolosa, Cuenca del Maestrazgo, en la localidad del mismo nombre. En este yacimiento se han descrito huellas atribuidas a un estegosaurio, permitiendo la definición de la icnoespecie *Deltapodus ibericus* (Cobos *et al.*, 2010; 2012). En el mismo yacimiento se ha citado la presencia de icnitas tridáctilas de gran tamaño (Alcalá *et al.*, 2003; 2014). Dadas las diferencias en su morfología en comparación con otras icnitas tridáctilas previamente descritas, nos permitió establecer un nuevo icnotaxón.

Paleoicnología Sistemática

Theropoda Marsh, 1881

Iberosauripus grandis Cobos, Lockley, Gascó, Royo-Torres & Alcalá, 2014

Holotipo: 1CB, un rastro de 13 metros de huellas *in situ* en las calizas del yacimiento El Castellar (CT-1), de las cuales, tres huellas están mejor conservadas (Figura 7.3.). Se encuentran protegidas legalmente como Área Paleontológica por el Gobierno de Aragón. CPT-4055 representa una réplica de estas tres huellas (1CB1.4; 1CB1.5 y 1CB.6), y se encuentra en exposición en el Museo Aragonés de Paleontología dentro de las instalaciones de Dinópolis–Teruel.

Diagnosis: Se trata de huellas relativamente anchas con débil mesaxonia, y un talón ancho y corto. Las marcas de los dedos son anchas y ligeramente almohadilladas. Presentan una serie de autapomorfías en relación con otras huellas terópodos:

- 1) El triángulo anterior formado por las marcas distales de los dígitos II, III y IV es muy obtuso, con una relación longitud/anchura alrededor de 0.3,
- 2) Las impresiones distales de los dígitos II y IV son prácticamente equidistantes de la línea que pasa a través de la parte más proximal del talón, perpendicular al eje principal de la huella a lo largo de la mitad del dígito III.

- 3) El dígito III es proporcionalmente largo en relación a la longitud total de la huella.
- 4) La mitad distal anterior de la huella muestra cierto paralelismo entre las marcas de los dedos, debido a un ángulo interdigital bajo, de menos de 20° y a una relación longitud/anchura entre 1,20 y 1,30.

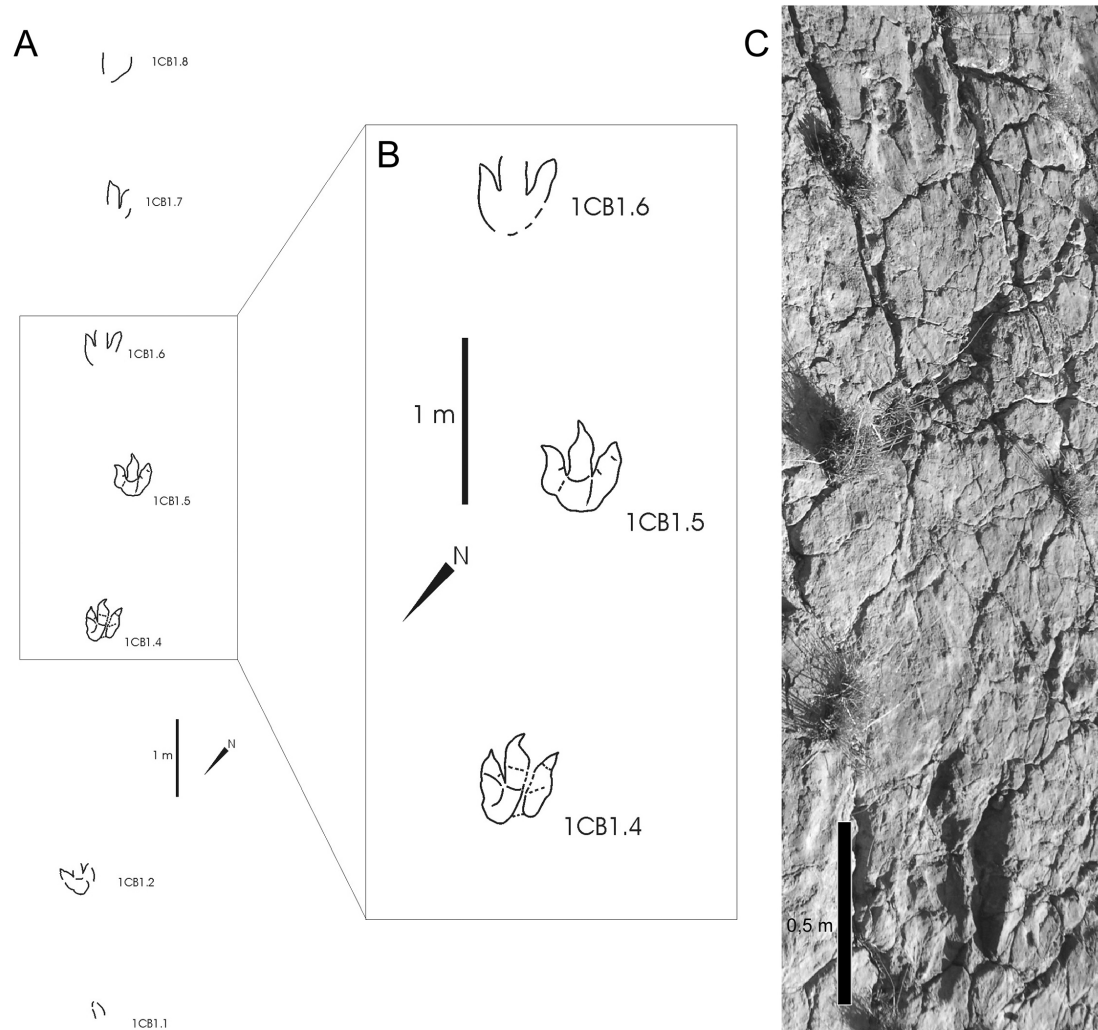


Figura 7.3. Holotipo de *Iberosauripus grandis* (1CB) del yacimiento El Castellar (CT-1) (El Castellar, Teruel) (A). Dibujo en detalle de las tres icnitas mejor conservadas (B), y una fotografía de dos de ellas, 1CB1.4 y 1CB1.5 (C). Tomado de Cobos *et al.* (2014).

Descripción: el holotipo de *Iberosauripus grandis* (1CB) consiste en un rastro de ocho huellas, aunque tan solo tres de ellas, que forman dos pasos consecutivos, poseen una conservación suficientemente buena para su descripción. Sus medidas se recogen en la

Tabla 7.3. El rastro mide en total 13 metros, y sus huellas son tridáctilas, sin impresión del *ballux*, con dígitos robustos, anchos y claramente separados. Dos de las huellas (1CB1.4 y 1CB1.5) son más largas (54 y 58 cm) que anchas (42 y 45 cm, respectivamente): el ratio longitud/anchura es de 1.25–1.28. Así mismo, la relación longitud/anchura del triángulo anterior es muy baja (~ 0.30) e indica mesaxonia débil (Lockley, 2009). Los dígitos muestran marcas de garras grandes orientadas medialmente. Las almohadillas son visibles, en especial tres en el dígito IV. El talón es redondeado aunque ligeramente más prominente en 1CB1.4, formado por parte de la almohadilla más proximal del dígito IV. Posteriormente al dígito II aparece un hueco, muy visible en 1CB1.4 pero poco marcado en 1CB1.5. La mitad anterior distal de la huella muestra cierto paralelismo entre los dedos debido a un bajo ángulo interdigital de menos de 20° . El rastro muestra un ángulo de zancada medio de 160° . Se ha inferido una velocidad moderada alrededor de 7 km/h. Siendo la relación entre zancada y altura a la cadera ~ 1.30 y la relación zancada media/ longitud de huella de 6,3, se ha calculado una altura al acetábulo de 271.1 cm siguiendo el método de Thulborn (1990), por lo que el productor fue un dinosaurio terópodo de gran tamaño.

Rastro 1CB1	FL	FW	FL/FW	PL	SL	eTW	ANG	H	II-III- IV	II^III^IV
1CB1.6	54?	43	1.25	176	352	76	168	264.6	-----	18-8?
1CB1.5	58	45	1.28	191	359	84	152	284.2	31-35-34	12-15
1CB1.4	54	42	1.28	-	-	-	-	264.6	30-36-37	17-8
	56	43.5	1.27	183	355.5	80	160	271.1		

Tabla 7.3. Medidas de las huellas de *Iberosauripus grandis* (1CB) del yacimiento El Castellar. Abreviaturas: longitud de la huella (FL), anchura de la huella (FW), longitud de paso (PL), longitud de zancada (SL), anchura externa del rastro (eTW), angulo de paso (ANG), altura a la cadera [H *sensu* Thulborn (1990)], longitud de dígitos (I-II-III-IV) y divergencia entre dígitos ($I \wedge II \wedge III$). Distancias en centímetros y ángulos en grados.

Ichología comparativa

Las icnitas tridáctilas del rastro 1CB en El Castellar se han comparado con otros icnotaxones de gran tamaño relacionados con terópodos, como *Irenesauripus* Sternberg, 1932 del Aptiense-Albiense de Canadá, con la que se diferencia porque ésta última posee dedos estrechos y un alto ángulo interdigital. Comparado con el icnogénero *Abelichnus* Calvo, 1991, del Cenomaniense de Argentina, éste posee dedos más estrechos y marcas de

garras más anchas. En cuanto a *Tyrannosauripus pilmorei* Lockley & Hunt, 1994 del Cretácico Superior de Norteamérica, éstas huellas destacan por la impresión de su hallux, así como por la asimetría de la huella, con un dígito IV más estrecho.

En cuanto a huellas que se encuentren cronológicamente más cercanas al icnotaxón de El Castellar, 1CB se ha comparado con *Bueckeburgichnus maximus* Kuhn, 1958 (Lockley, 2000) del Berriasiense de Alemania, el cual posee dígitos II y III muy delgados, así como un mayor ángulo interdigital, además de la impresión de su hallux y una fuerte mesaxonia (relación longitud/anchura del triángulo anterior de ~ 0.55). *Hispanosauripus* Mensink & Mertmann, 1984 (Lockley *et al.*, 2007), descrito en el Jurásico Superior de Asturias se diferencia en su dígito III mucho más largo que sus dígitos II y IV, así como una mesaxonia fuerte, alrededor de ~ 0.45).

El icnotaxón más común de terópodo de gran tamaño en el Jurásico Superior tanto en América, Asia y Europa es *Megalosauripus* (Lockley *et al.*, 2000), en el que se incluyen las huellas terópodas de mayor tamaño descritas hasta la fecha, algunas alcanzando 80 cm de longitud. Sin embargo, 1CB es claramente diferente del holotipo de *M. uzbekistanicus* Gabuniya & Kurbatov, 1982 del Oxfordiense-Kimmeridgiense de Uzbekistan (Lockley *et al.*, 2000) (Figura 7.4.) ya que esta última posee una mayor relación longitud/anchura, entre 1.35 y 1.64, mayor ángulo interdigital, impresiones de dígitos más estrechas y un talón en forma de V y muy asimétrico. Respecto a *Megalosauripus teutonicus* de Alemania (Kaeffer & Lapparent, 1974; Lockley *et al.*, 2000; Diedrich, 2011), 1CB se diferencia de éste último en tener un menor ángulo interdigital y por la ligera curvatura hacia medial del dígito central, mientras que en *M. teutonicus* se curva lateralmente. *Iberosauripus* también muestra diferencias con las huellas de gran tamaño asignadas a *Megalosauripus* isp. Del Jurásico Superior-Cretácico basal de China (Hu *et al.*, 2011; Xing *et al.*, 2011). Las huellas chinas son claramente más alargadas, (longitud/anchura ~ 1.65) con fuerte mesaxonia ($\sim 0.40-0.55$).

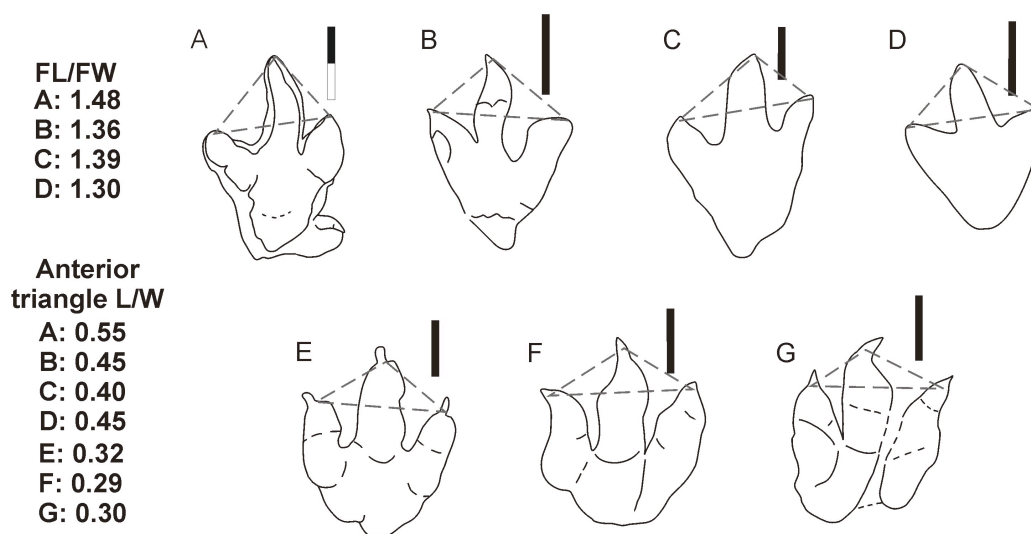


Figura 7.4. Algunos de los icnotaxones de megaterópodos del Jurásico Superior y Berriasiense: *Bueckeburgichus* (*sensu* Lockley, 2000) (A), *Hispanosauripus* (*sensu* Lockley *et al.*, 2007) (B), *Megalosauripus uzbekistanicus* (*sensu* Lockley, 2000) (C), *Megalosauripus teutonicus* (*sensu* Diedrich, 2011) (D), *Iberosauripus*-like [huella de Las Villasecas (*sensu* Barco *et al.*, 2005b)] (E), *Iberosauripus grandis* [1CB1.5 (F) y 1CB1.4 (G)]. Escala: 20 cm.

Algunos autores han sugerido la presencia de un icnogénero desconocido en el Berriasiense de la Península Ibérica (Barco *et al.*, 2005b) tras el estudio de la huella del yacimiento Las Villasecas (Soria). Las características de este hiporrelieve de 69 cm de longitud encajan con la mayoría de los caracteres diagnósticos de *Iberosauripus*, por lo cual se puede asignar a este taxón, al menos a nivel de icnogénero. En la Formación Oncala en la Cuenca de Cameros de La Rioja se han descrito huellas con características muy semejantes (Casanovas *et al.*, 1995b, Barco *et al.*, 2005b).

Otras grandes huellas terópodos en la Formación Villar del Arzobispo

Las grandes huellas tridáctilas de un rastro en el yacimiento de Ababuj (Alcalá *et al.*, 2012) muestran semejanzas con *Iberosauripus*. Este yacimiento se encuentra también en una capa de calizas y se compone de siete huellas, de las cuales cuatro están completas, mientras que las otras tres se conservan más débilmente.

La mejor conservada es 1AB-1-7, de 50 cm de longitud, siendo más larga que ancha (~40 cm), por lo que su relación longitud/ anchura es de 1.225. Además, posee marcas de garras en los dígitos II y IV. El ratio es muy semejante a *Iberosauripus*, típico de un pie estrecho y con bajo ángulo interdigital. Al igual que el rastro de 1CB, las huellas consecutivas aparecen casi alineadas, y con el dígito central ligeramente curvado hacia medial.

Otras huellas terópodos de gran tamaño fueron descritas por Santisteban *et al.* (2007) en el yacimiento El Hontanar (Alpuente, Valencia). En este yacimiento, cuatro huellas se han conservado como epirelieves convexos en una capa de areniscas. De acuerdo con sus autores, tres de las huellas pertenecen al mismo rastro. Estas huellas muestran dígitos anchos con extremos redondeados, sin marca alguna de garras. Su dedo central se curva ligeramente hacia medial, y la huella mejor conservada muestra un talón redondeado. Poseen una longitud de 50 cm y una anchura de 40 cm, con un ratio de 1.25. La zancada mide 287 cm y los pasos consecutivos miden 175 cm. El ángulo de zancada es de 138° y el ángulo de rotación es de 14° hacia el interior. La relación zancada/altura a la cadera es de 1.16 y su velocidad, siguiendo el método de Alexander (1976) es de 5.65 km/h (Santisteban *et al.*, 2007).

Tanto las huellas de Ababuj como las de El Hontanar muestran huellas con semejanzas con las de El Castellar. Además de la posesión de impresiones de dedos anchas, la relación longitud/anchura es semejante, variando entre 1.22 y 1.27. Todas ellas son sólo ligeramente más largas que anchas, y muestran un patrón de desplazamiento semejante (pasos mayores que 157 cm, velocidades semejantes). Sin embargo, aparecen diferencias, como en el caso de las huellas de El Hontanar, que no muestran marcas de garras, y su triángulo anterior es más agudo. Ya que las huellas de Ababuj muestran algunas de las características de la diagnosis, se clasifican como *Iberosauripus*-like. Sin embargo, las huellas terópodos de El Hontanar permanecen como indeterminadas, si bien su diferente conservación puede haber afectado la morfología original.

En cuanto a sus productores potenciales, gracias al análisis de los dientes aislados tenemos datos de la presencia de al menos dos tipos de dinosaurio terópodo de medio a gran tamaño: los megalosaurios a los que pertenece el morfotipo A y los alosaurios a los

que pertenece el morfotipo B. Sin embargo el pie de los megalosaurios como *Torvosaurus* nos es desconocido. Los restos conocidos de *Torvosaurus* de Portugal (Mateus *et al.*, 2006; Hendrickx & Mateus, 2014) así como de Norteamérica (Galton & Jensen, 1979) sugieren que este terópodo no sólo alcanzó un gran tamaño, sino que se trataba de un depredador robusto. Por lo tanto es posible que unas huellas como *Iberosauripus*, que apuntan a un productor robusto, fueran dejadas por un megalosaurio semejante.

Yacimiento/Localidad	Ababuj (AB-1)	El Castellar (CT-1)	El Hontanar/Alpuente
Longitud de la huella (FL)	49cm	56cm	50cm
Anchura de la huella (FW)	40cm	43.5cm	40cm
FL/FW	1.225	127	1.250
Altura a la cadera (Thurlborn, 1990)	240.1	271.1	245
Velocidad(Alexander, 1976)	6,34 km/h	7 km/h	5,65 km/h
Longitud de paso (PL)	157.5	183	175

Tabla 7.4. Algunos parámetros de las huellas tridáctilas de gran tamaño de la Formación Villar del Arzobispo: yacimiento El Castellar (rastro 1CB), yacimiento Ababuj (rastro 1AB-1) y yacimiento El Hontanar.

En el caso de los alosaurios, los pies de *Allosaurus* son bien conocidos (Madsen, 1976). Este alosaurio posee dedos estrechos, en los cuales el dedo I o hallux se encuentra enganchado a la superficie posterior medial del metatarso II. Los dígitos II y IV son prácticamente iguales en longitud, y claramente más cortos que el dígito III.

En Camino El Berzal, otro yacimiento de huellas procedente de la localidad de El Castellar y a la Formación Villar del Arzobispo presenta huellas terópodas con otro morfotipo, también de gran tamaño (Alcalá *et al.*, en prensa). Estas huellas muestran impresión del hallux y son alargadas, semejantes a *Bueckeburgichnus maximus* (Lockley, 2000), aunque de tamaño notablemente menor. Las huellas de Camino El Berzal (CT-3) se diferencian claramente de *Iberosauripus* en varios aspectos, como un mayor ángulo interdigital, lo cual causa una gran divergencia entre los dígitos II y IV.

En la figura 7.4. se muestran los principales icnotaxones de terópodos del Jurásico Superior-Berriasiense, pudiendo diferenciar claramente dos grupos. El Icnogruppo 1 estaría formado por *Bueckeburgichnus*, *Hispanosauripus* y *Megalosauripus*. Se caracterizaría por sus dedos estrechos, su dígito III relativaente corto en relación a la longitud de la huella, un talón en forma de V que extiende la longitud de los dígitos II y IV y su divergencia posteriormente, y un notable alargamiento global (con una relación longitud/anchura notablemente superior a la de *Iberosauripus*) con una anchura máxima en los extremos distales de los dígitos II y IV. El icnogruppo 2 estaría formado por *Iberosauripus* y huellas relacionadas, y se diferenciaría del Icnogruppo 1 por sus dedos anchos, un dedo III más largo en proporción a la huella completa, un talón redondeado, y una longitud total tan sólo ligeramente superior y cercana al valor de su máxima anchura, localizada en varios puntos de su mitad anterior. Cabe destacar que el notabe alargamiento que se observa en el Icnogruppo 1 es consecuencia de varios factores: la posesión de un talón afilado y la proyección anterior del dígito III (que tiene como consecuencia una mesaxonia fuerte y un triángulo anterior más agudo). Estas características acentúan su longitud y dan a las huellas un aspecto adiamantado. En contraste, las huellas del Icnogruppo 2 son relativamente anchas, con mesaxonia débil y con un talón redondeado.

Estos dos patrones nos llevan a la conclusión de que al menos dos grupos de huellas aparecen en el registro fósil del Jurásico al Berriasiense en Europa (y probablemente Norteamérica y Asia). Este hecho se corresponde con la presencia en el registro fósil de dos grupos de dinosaurios terópodos tetanuros de gran tamaño en estas edades (Carrano *et al.*, 2012): Megalosauridae (probablemente relacionado con los dientes del Morfotipo A de la Formación Villar del Arzobispo) y Allosauridae (dientes del Morfotipo B). Esto sugiere que los dos patrones de huellas pudieron haber sido producidos por miembros de estos clados.

7.3. Discusión

La presión de depredación es un factor importante de selección que favorece el aumento de tamaño en las presas, especialmente la ejercida por depredadores de gran tamaño (Sander *et al.*, 2010) (Figura 7.1.). Debido al efecto de la presencia de grandes depredadores sobre el gigantismo en saurópodos, se incluyó entre los objetivos de esta investigación la identificación de los potenciales depredadores del paleoecosistema en el que habitó *Turiasaurus*. Como hipótesis de partida, dada la presencia de saurópodos gigantes, y al gran tamaño de algunos ornitíscuos como *Dacentrurus*, cabe esperar la presencia de al menos un terópodo de gran tamaño entre su fauna de terópodos.

En ausencia de más registro, se procedió al estudio de los dientes aislados de terópodo que se fueron recogiendo en las diferentes campañas de prospección y excavación en los yacimientos de la Formación Villar del Arzobispo, así como aquellas huellas tridáctilas que sugieran haber sido producidas por terópodos.

En lo referente a los dientes, en principio se estudiaron 28 dientes de terópodo recuperados en los yacimientos de la Formación Villar del Arzobispo en el área de Riodeva. De ellos, únicamente 13 están lo suficientemente completos como para efectuar la mayoría de medidas diagnósticas. Sin embargo, su estudio permitió agrupar el resto de muestra de dientes de Riodeva, así como otros dientes de terópodo de la misma Formación, en los morfotipos resultantes.

Los dientes de Riodeva proceden de tres yacimientos, RD-10 (Barrihonda-El Humero, donde se encontró el holotipo de *Turiasaurus*), RD-13 y RD-39. Como ya se ha apuntado, todos ellos pertenecen a la Formación Villar del Arzobispo, que ha sido datada por estratigrafía secuencial como Titoniense medio-superior en el área de Riodeva (Bádenas *et al.*, 2008–2009; Bádenas & Aurell, 2010; Luque *et al.*, 2005). Dado que los fósiles de dinosaurios de Riodeva también apuntan a una fauna típicamente jurásica (Cobos *et al.*, 2010), cabía esperar la presencia de grupos también descritos en estas edades.

Se usó la base de datos publicada por Smith *et al.* (2005), con información acerca de los dientes de *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus*, *Baryonyx*, *Suchomimus*, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*,

Carcharodontosaurus, *Gorgosaurus*, *Daspletosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Troodon*, *Sauornithoides*, *Bambiraptor*, *Deinonychus*, *Dromaeosaurus* y *Velociraptor*. Las medidas contenidas en esta base de datos se analizaron conjuntamente con la muestra de 13 dientes de Riodeva. Para ver si había alguna agrupación posible a partir de las medidas, se realizó un Análisis de Componentes Principales. En primer lugar se usaron las 8 medidas como variables, pero los resultados indicaron que dos de ellas (CBR y DSDI) eran problemáticas. Se realizó un segundo análisis con las 6 medidas restantes (AL, CH, CBL, CBW, DAVG, MAVG) y se obtuvieron dos componentes principales o factores, que conjuntamente explicaban el 96.02 % de la variabilidad en la base de datos. El factor 1 por si solo explica el 85.37% e incluye AL, CH, CBL y CBW, mientras que el factor 2 explica un 10.65 % e incluye DAVG y MAVG.

En el diagrama de Componentes Principales, algunos dientes de Riodeva aparecen agrupados con géneros conocidos, y aparecen separados en tres grupos, correspondientes con los morfotipos identificados (Figura 7.5.). Los dientes del morfotipo A aparecen cercanos a los de *Tyrannosaurus*, *Carcharodontosaurus* y géneros relacionados; los pertenecientes al morfotipo B aparecen en medio de la gráfica, y los pertenecientes al morfotipo C se alinean con los de *Deinonychosauria*.

Se realizó también una regresión lineal, y en su representación gráfica (Figura 7.5.) los dientes se agrupan formando una línea recta. Para confirmar la existencia de estos tres morfotipos, se realizó también un análisis cluster o de conglomerados. De acuerdo con los resultados de este análisis, los dientes siguen agrupándose en los tres morfotipos identificados con un coeficiente de correlación de 0.8749 (Figura 7.5.).

Así pues, este estudio identifica los potenciales dinosaurios terópodos de las faunas de la Formación Villar del Arzobispo en el área de Riodeva, añadiendo la presencia de tres clados de terópodos a los turiasaurios, diplodócidos, estegosaurios y ornitópodos basales (Figura 7.6.). Además, lo que es de más importancia para el estudio del gigantismo en *Turiasaurus riodevensis*, confirma la existencia de terópodos de tamaño gigantesco relacionados con los megalosaurios, así como alosaurios, que pese a no alcanzar tales proporciones, fueron de los mayores depredadores de su época.

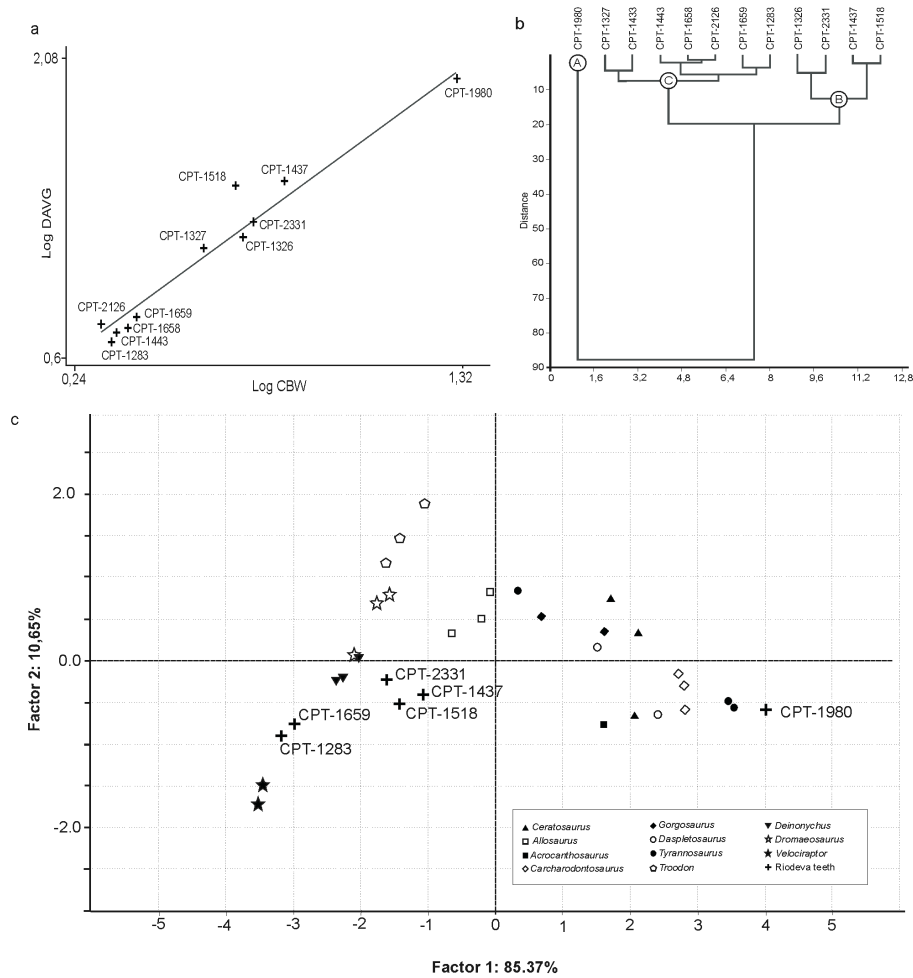


Figura 7.5. Representaciones gráficas de las medidas de dientes de terópodo: A, regresión lineal de la muestra de Riodeva siguiendo la ecuación $y = 0.86531x - 0.1342$ con los estadísticos $\chi^2 = 0.9119E - 5$, $r^2 = 0.94889$. Los diferentes dientes de la muestra se representan como la nueva de puntos alrededor de la recta. B, Análisis cluster de la muestra de Riodeva, donde aparecen agrupados de acuerdo con los morfotipos A, B y C (identificados en los nodos) con un coeficiente de correlación de 0.8749. C, Gráfica del Análisis de Componentes Principales mostrando la distribución de la base de datos de dientes de terópodo de Smith *et al.* (2005) así como la muestra de Riodeva. Estos dos componentes representados explican el 96.02% de la variabilidad. Tomado de Gascó *et al.* (2012).



Figura 7.6. Esquema de siluetas de la fauna de dinosaurios de Riodeva, a la que se añaden coloreados los tres clados de dinosaurios terópodos.

Del estudio de las icnitas se extrae la presencia de al menos dos grupos de huellas terópodas de gran tamaño (Icnogrupos 1 y 2) a finales del Jurásico y durante el Berriasiense en Europa, y probablemente en Norteamérica y Asia. Este dato coincide con la existencia en el registro fósil de dos grupos de tetanuros de gran tamaño (Carrano *et al.*, 2012): Megalosauridae (probablemente relacionados con los dientes del morfotipo A) y Allosauridae (relacionados con los dientes del morfotipo B).

Los tetanuros basales fueron el primer grupo de terópodos en lograr un tamaño corporal gigantesco, llegando a superar estimaciones de una tonelada (Carrano *et al.*, 2012). Entre estos gigantes se incluyen los megalosaurios y alosáuridos, los cuales poseían diferentes proporciones, extremidades con morfologías diferentes, y tal y como sugiere la muestra de dientes de Riodeva, características dentales diferentes, que podrían implicar diferencias en hábitos depredadores o estrategias de alimentación.

Estos grupos pudieron llegar a tener un tamaño notable en la Formación Villar del Arzobispo. Algunos podrían haber alcanzado los 10 metros, o superarlos, como el propio *Torvosaurus*, que se encuentra entre los mayores terópodos del Jurásico superior. Se puede llegar a esta conclusión tanto comparando los tamaños y medidas (Paul, 1988; Therrien & Henderson, 2007) de estos dientes de terópodo con los de un cráneo de *Torvosaurus* de gran tamaño procedente de Portugal (Mateus *et al.*, 2006) como a través de las medidas de las huellas de *Iberosauripus* (que sugieren una altura al acetábulo de 2.4–3.30 m). De hecho, en términos de altura de la corona, CPT-1980 (y probablemente MAP-4473, a pesar de estar

incompleto) alcanza valores que de acuerdo con Smith *et al.* (2005) sólo han sido descritos en Carcharodontosauridae o Tyrannosauridae, por lo que se trataría de dinosaurios terópodos de tamaños comparables. Curiosamente Smith *et al.* (2005) no incluyen los dientes de *Megalosaurus* de Inglaterra, que también alcanzan tamaños semejantes (obs. pers.).

La presión de depredación que la presencia de estos terópodos debió ejercer pudo ser decisiva para estimular los grandes tamaños de los dinosaurios fitófagos del paleoecosistema, como los turiasaurios *Losillasaurus giganteus* (Casanovas *et al.*, 2001) y *Turiasaurus riodevensis* (Royo-Torres *et al.*, 2006). Del mismo modo, los ejemplares de *Dacentrurus* hallados en la Formación Villar del Arzobispo alcanzaron grandes tamaños (Cobos *et al.*, 2010), llegando a alcanzar los 8 o 9 m de longitud. En el propio yacimiento Barrihonda-El Humero (RD-10) localidad tipo de *Turiasaurus riodevensis* (Royo-Torres *et al.*, 2006), y yacimiento en el que se han encontrado restos de al menos dos ejemplares de *Dacentrurus* (Cobos *et al.*, 2010; Cobos & Gascó, 2013) también se han encontrado parte de los dientes de Allosauridae indet. y Dromaeosauridae indet. (Gascó *et al.*, 2012). Algunos de los huesos de *Turiasaurus riodevensis* muestran fracturas y perforaciones semejantes a los que causarían los dientes de un terópodo de gran tamaño, mientras que otros huesos aparecieron intactos. Entre ellos la ulna (CPT-1197) (ver Royo-Torres *et al.*, 2006: material complementario) o el ílion (CPT-3961). Estos huesos poseen varios agujeros elípticos y otras marcas a lo largo y ancho de su superficie (Figura 7.7.) y parecen ser diferentes de las marcas de actividad de invertebrados descritas en otros huesos de dinosaurios (Britt *et al.*, 2008) a la par que semejantes a las marcas de dientes descritas en otros trabajos (Hunt *et al.*, 1994; Royo-Torres, 2009b). Estas evidencias sugieren la depredación o carroñeo del cadáver de *Turiasaurus riodevensis* por parte de grandes dinosaurios terópodos.

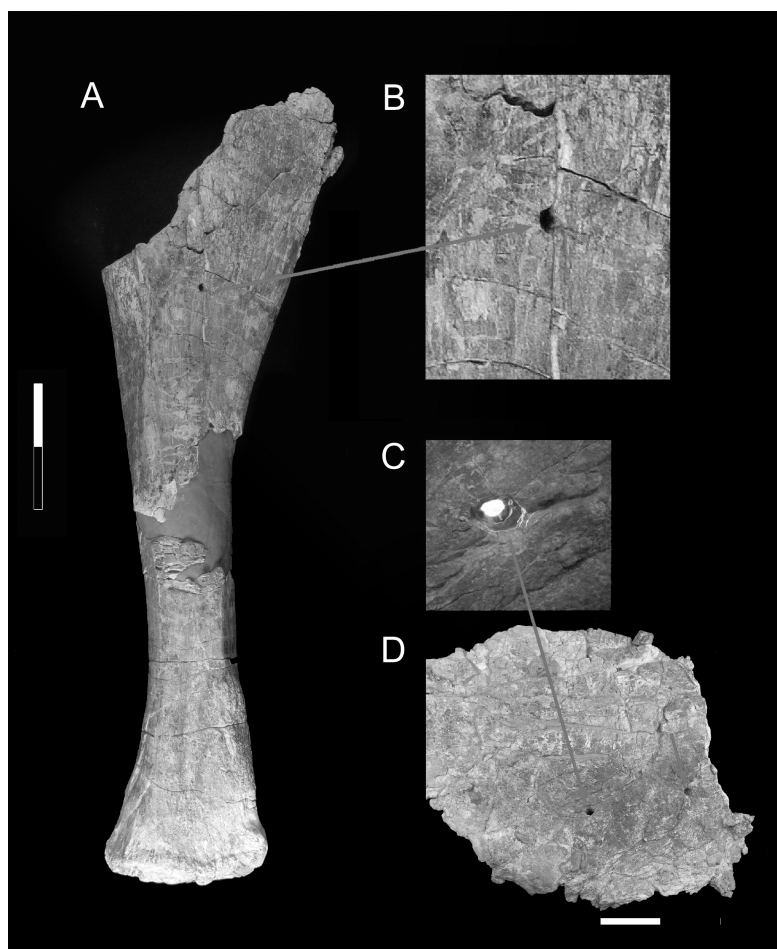


Figura 7.7. Marcas de dientes de terópodo en elementos del holotipo de *Turiasaurus riodevensis* (Barrihonda–El Humero): ulna (A, B) (CPT–1197) e ilion (C, D) (CPT– 3961), demostrando actividad de alimentación por parte de grandes carnívoros. Escala: 20 cm (A–B) y 10 cm (C–D). Tomado de Cobos *et al.*, 2014).

La presencia de estas huellas terópodas de gran tamaño en la Formación Villar del Arzobispo tiene lugar en facies con considerable influencia marina, como calizas micriticas o bioclásticas con tapices algales asociados. De hecho, la presencia en estos ambientes de grandes extensiones de dinoturbación formadas por decenas de huellas de dinosaurios fitófagos ha sido interpretada por Cobos *et al.* (2010) como que estas áreas pudieron ser de especial preferencia para estas manadas de dinosaurios. En contraste con estas dinoturbaciones de dinosaurios cuadrúpedos, las icnitas terópodas siempre aparecen formando rastros aislados, como las descritas en este capítulo procedentes del yacimiento El Castellar, o las de Ababuj y Camino El Berzal. Esto parece sugerir un comportamiento solitario en estos grandes terópodos, en contraste con el gregarismo inferido en saurópodos

(Castanera *et al.*, 2011), estegosaurios (Mampel *et al.*, 2010–2011; Cobos *et al.*, 2012) y ornitópodos (Cobos, 2011; Castanera *et al.*, 2013) en la misma formación. Farlow (1993) ha sugerido que los grandes depredadores no eran tan abundantes y, por lo tanto, no era probable que aparecieran en grandes grupos o manadas.

Por otro lado, el hallazgo de grandes huellas semejantes a ambos lados del atlántico, como *Megalosauripus* (Lockley *et al.*, 2000) sugiere una semejanza en las faunas norteamericanas y europeas a finales del Jurásico (Lockley *et al.*, 2008; Cobos *et al.*, 2010; 2014). Si bien fragmentarios, los fósiles de Teruel sugieren una cercanía filogenética de las faunas del Jurásico superior y Berriasiense de la Formación Villar del Arzobispo con las faunas del resto de Europa en las mismas edades. Y este fenómeno no se limita a los terópodos, sino también a los estegosaurios (Cobos *et al.*, 2010; Maidment *et al.*, 2008) o saurópodos relacionados con *Turiasaurus* (Royo–Torres *et al.*, 2006; 2009a; Mateus, 2009; Royo–Torres & Upchurch, 2012).

En resumen, de acuerdo con el estudio de los dientes y las icnitas de terópodo de la Formación Villar del Arzobispo se pueden sacar varias conclusiones: en primer lugar, la presencia de tres morfotipos dentarios. El primero de ellos, el morfotipo A, probablemente relacionado con megalosaurios y con las icnitas del Icnogrupo 2, de mayor tamaño. Este morfotipo posee coronas dentarias con tamaños que rivalizan con los tiranosaurios y carcarodontosaurios, y sus huellas indican que se trataría de tetanuros de 3 metros de altura a la cadera y que podrían sobrepasar los 10 metros de largo, lo que los convierte en verdaderos “mega-terópodos”.

El morfotipo B se relaciona con alosaurios y con las huellas del Icnogrupo 1. Si bien no debieron ser terópodos de tan gigantescos tamaños, fácilmente sobrepasaron los 5 metros, lo que los convierte en depredadores de gran tamaño.

Por último, el morfotipo C se ha relacionado con los dromeosaurios. La presencia de este grupo en el Jurásico superior aun está basado únicamente en dientes aislados, pero se ha descrito su presencia en Portugal y Alemania en edades semejantes. Si bien la presión de depredación de estos pequeños terópodos no tiene el mismo peso que el resto de morfotipos, su presencia en la Formación Villar del Arzobispo apoya su presencia en Europa a finales del Jurásico, ayudando a rellenar los huecos en su linaje fantasma.

El último objetivo de esta tesis doctoral era la identificación de los restos directos e indirectos de terópodos de la Formación Villar del Arzobispo en busca de la presencia de grandes depredadores.

- **Hipótesis de trabajo:** Dada la presencia de saurópodos gigantes, y al gran tamaño de algunos ornitisquios como *Dacentrurus*, cabe esperar la presencia de al menos un terópodo de gran tamaño entre su fauna de terópodos.
- **Resultado:** Se describe la presencia de tres tipos de dinosaurios terópodos en la Formación Villar del Arzobispo. El primer grupo de ellos, corresponde al morfotipo de dientes A, probablemente relacionado con megalosaurios y con las icnitas del Icnogrupo 2, de mayor tamaño. El morfotipo B se relaciona con alosaurios y con las huellas del Icnogrupo 1. Si bien no debieron ser terópodos de tan gigantescos tamaños, fácilmente sobrepasaron los 5 metros, lo que los convierte en depredadores de gran tamaño a tener en cuenta. Por último, un tercer morfotipo de dientes sugiere la presencia de pequeños terópodos dromeosaurios.



8. Conclusiones

- 8.1. *Turiasaurus* en la “Hipótesis de la Evolución del Gigantismo en Saurópodos”
- 8.2. El estudio paleobiológico de *Turiasaurus* y su reconstrucción
- 8.3. Turiasauria, grupo hermano de Neosauropoda

A lo largo de esta Tesis Doctoral se han abordado aspectos paleobiológicos del dinosaurio saurópodo *Turiasaurus riodevensis*, principalmente de su anatomía funcional. Los temas a tratar se han basado en los factores que llevaron a la evolución del gigantismo en Sauropoda.

En los diferentes capítulos de esta tesis se ha estudiado el cráneo y cuello de *Turiasaurus*, la neumaticidad de su esqueleto axial, su microestructura histológica, su propio tamaño, y sus potenciales depredadores.

En las siguientes páginas se extraen las principales conclusiones de esta tesis. Primero, se aborda la aportación del estudio de *Turiasaurus* a la propia hipótesis del gigantismo en saurópodos. En segundo lugar, se valorará qué información paleobiológica se ha extraído de estos estudios que nos permite conocer más al organismo vivo que fue *Turiasaurus riodevensis*. Por último, se discutirán las características que hacen único a *Turiasaurus*, presentando rasgos primitivos y a su vez, rasgos de neosaurópodo.

8.1. *Turiasaurus* en la “Hipótesis de la Evolución del Gigantismo en Saurópodos”

Según la Hipótesis de Evolución del Gigantismo en Saurópodos el cuello largo fue uno de los principales factores que llevó al aumento de tamaño en Sauropoda. Tener un cuello largo les proporcionó una mayor eficiencia en la ingesta de alimento que muchos otros herbívoros, pudiendo poner a su alcance más plantas que otros fitófagos. Este cuello largo, a su vez, sólo fue posible por la posesión de cabezas pequeñas y la extensa neumaticidad de su esqueleto axial, que permitió un aumento de tamaño del cuello manteniéndolo ligero. La cabeza pequeña era viable porque la comida no era procesada en la boca, ya que la masticación y procesado habrían limitado la tasa de ingesta de alimento.

Para estudiar *Turiasaurus* desde este ángulo se empezó por el estudio de su cráneo, que pese a estar incompleto, muestra características de cráneo “macronariforme”. Dichos cráneos destacan por ser ligeros, formados por láminas y procesos, contribuyendo a que la cabeza fuese relativamente ligera. En este estudio se han podido reconocer los correlatos estructurales de músculos temporales y palatales en los fragmentos craneales. Estas inserciones se caracterizan por ser débiles, especialmente en comparación con las inserciones de la musculatura axial cervical. Así mismo, el cráneo dista mucho de ser macizo. Todas estas características ayudan al desarrollo de un cuello largo, reduciendo el esfuerzo del mismo.

El complejo tendinomuscular del cuello de *Turiasaurus* muestra una estructura muy sencilla. Cabe destacar en este caso el enorme desarrollo de las inserciones de tendones y ligamentos. Como se observa en las vértebras cervicales, las rugosidades para los ligamentos interarticulares, aquellos encargados de reforzar la unión de las vértebras en las zigapófisis y uniones de los centros vertebrales, aparecen muy marcados. Esto sugiere que la mayor parte de trabajo de sujeción del cuello recaería en este sistema de tendones. Las fracturas en las vértebras, así mismo, dejan ver el interior del arco neural y del centro vertebral, y no muestran evidencia alguna de tejido cancelar o cámaras internas. Si bien existen fosas neumáticas, el interior de estas vértebras es totalmente macizo. Por esta razón, *Turiasaurus* necesitaría de un sistema tendinomuscular muy desarrollado para la sujeción del cuello.

Así pues, vemos que el gigantismo en el caso de *Turiasaurus* se correlaciona con su cuello largo, y éste con un cráneo ligero cuya musculatura no mostraba un gran desarrollo, como es esperable de un no neosaurópodo, ya que la ausencia de procesamiento del alimento en la cavidad bucal es una característica primitiva, y los cuellos largos empezaron a desarrollarse en la base de Sauropodomorpha.

La presencia de fosas neumáticas en todas las vértebras cervicales de *Turiasaurus* apunta a la presencia de divertículos neumáticos derivados de un saco aéreo cervical. Del mismo modo, las fosas de las vértebras dorsales anteriores y medias sugieren la neummatización por parte de divertículos que, si el sistema es equivalente al aviano, partirían directamente de los pulmones. Por último, los centros vertebrales dorsales posteriores apuntan a la presencia de un saco aéreo abdominal.

Así pues, se confirma la hipótesis de trabajo: *Turiasaurus* tiene claras evidencias de neumaticidad, que demuestran la posesión de un sistema respiratorio con sacos aéreos. Esta neummatización es no obstante notablemente menor que la presente en los neosaurópodos, con la ausencia de cámaras internas, subcámaras o tejido cancelar. La posesión de sacos aéreos cervicales y abdominales queda apoyada por la presencia de signos neumáticos en todas las vértebras presacras.

El estudio de la microanatomía de *Turiasaurus* revela la presencia de tejido óseo primario y secundario. No hay resto alguno de tejidos juveniles, lo cual concuerda con la hipótesis de partida de que se trata de un adulto. Allí donde es visible, el hueso primario presenta características típicas de hueso fibrolamelar, que revela que, como era de esperar, *Turiasaurus*, tenía una tasa de crecimiento igual de alta que el resto de saurópodos en los que se ha descrito este tejido.

En cuanto a los factores más externos que impulsaran el gigantismo en Sauropoda, destaca la presencia de depredadores. En el estudio de los dientes de terópodo se han identificado los potenciales depredadores de las faunas de la Formación Villar del Arzobispo en el área de Riodeva, añadiendo la presencia de tres clados de terópodos a los turiasaurios, diplodócidos, estegosaurios y ornitópodos basales. Además, lo que es de más

importancia para el estudio del gigantismo en *Turiasaurus riodevensis*, confirma la existencia de terópodos de tamaño gigantesco. El primer grupo de ellos, corresponde al morfotipo A, probablemente relacionado con megalosaurios y con las icnitas del Icnogruppo 2, de mayor tamaño. Este morfotipo posee coronas dentarias con tamaños que rivalizan con los tiranosaurios y carcarodontosaurios, y sus huellas indican que se trataría de tetanuros de 3 metros de altura a la cadera y que podrían sobrepasar los 10 metros de largo, lo que los convierte en verdaderos “mega-terópodos”.

El morfotipo B se relaciona con alosaurios y con las huellas del Icnogruppo 1. Si bien no debieron ser terópodos de tan gigantesco tamaño, fácilmente sobrepasaron los 5 metros, lo que los convierte en depredadores de gran tamaño.

Así pues, los factores que llevaron a *Turiasaurus riodevensis* a ser gigante encajan perfectamente con la hipótesis de la evolución del gigantismo en saurópodos, y apoyan que la mayoría de estas causas estaban ya bien desarrolladas en los eusaurópodos no pertenecientes a Neosauropoda.

8.2. El estudio paleobiológico de *Turiasaurus* y su reconstrucción

Parte del interés del estudio de la anatomía funcional de *Turiasaurus* estaba en caracterizarlo como animal vivo. Tras su estudio sistemático filogenético y su publicación, se optó por un enfoque biológico de su estudio, y este fue el punto de partida de la presente Tesis Doctoral.

Para tratar a *Turiasaurus* como ser vivo debemos centrarnos en el ejemplar de Barrihonda-El Humero, formado por el holotipo y paratipo, para desde este caso concreto hacer inferencias más generales acerca de esta especie.

El estudio paleohistológico de este saurópodo revela varias cosas. En primer lugar, revela la presencia de tejido óseo primario y secundario. No hay resto alguno de tejidos juveniles, lo cual concuerda con la hipótesis de partida. En todas las láminas estudiadas se observa un gran desarrollo de la remodelación secundaria, llegando a formar un complejo hueso haversiano, que en ocasiones borra por completo el hueso primario, quedando únicamente fragmentos en las capas más externas del hueso, y más internamente, en los intersticios entre las osteonas secundarias.

En las capas más externas del hueso aparece una laminación de este, con una distancia muy pequeña entre estas deposiciones, y con vascularización ausente dando lugar a un EFS (Sistema Externo Fundamental) y documentando la madurez esquelética. Dado que en ocasiones estas sucesivas generaciones de osteonas secundarias cortan el EFS, podemos concluir que este ejemplar de *Turiasaurus* vivió mucho tiempo tras dejar de crecer.

Así pues, de su estudio paleohistológico se pueden extraer dos conclusiones: primero, *Turiasaurus* era un saurópodo de rápido crecimiento; y segundo, el ejemplar de *Turiasaurus* estudiado era un individuo completamente adulto, que había dejado de crecer mucho tiempo antes de su muerte. En cuanto al ejemplar de Turiasauria de San Lorenzo, este saurópodo muestra una estructura muy semejante a la del ejemplar de *Turiasaurus* de RD-10, con intensa remodelación secundaria y presencia de EFS. En el caso de *Turiasaurus*, y el saurópodo de San Lorenzo, siendo ambos completamente adultos, podemos concluir que las diferencias observadas, al menos no se deben a cambios ontogenéticos de ningún tipo.

La avanzada edad del ejemplar de *Turiasaurus* de RD-10 encaja con el gran desarrollo de los puntos de origen e inserción de tendones, cartílagos y músculos en su esqueleto axial. En contraste, el poco desarrollo de la musculatura mandibular demuestra la ausencia de procesamiento del alimento en la cavidad bucal. Dado que las inserciones musculares varían a lo largo de la vida de un individuo, siendo menos marcadas en su juventud, por ello no es raro el gran desarrollo del sistema tendinomuscular del cuello de *Turiasaurus*. Lo que es más interesante, a pesar de ser un adulto senescente, las inserciones mandibulares siguen siendo débiles, por lo que la dinámica de alimentación de estos animales debió de ser muy básica para permitirse inserciones tan débiles toda una vida.

Siendo un dinosaurio plenamente adulto, su tamaño podemos tomarlo como el máximo que pudo alcanzar. Si bien siempre puede haber crecimiento secundario de hueso en la etapa adulta, éste es básicamente remodelación del hueso ya existente o, como mucho, crecimiento en anchura de los huesos apendiculares, y de un modo casi imperceptible.

Se ha recalculado su masa corporal obteniéndose un valor de masa de entre 20,1 y 23,2 toneladas, casi la mitad de las previamente calculadas. No obstante, este valor de masa no lo desmerece en absoluto como uno de los saurópodos gigantes, ya que según este ajuste no lineal, *Diplodocus* pasaría a pesar 4 toneladas (estimación que estaría en consonancia con su nivel de neumaticidad, el máximo conocido en saurópodos, llegando a presentar fosas neumáticas hasta en vértebras caudales posteriores) y *Giraffatitan* pesaría alrededor de 13 toneladas.

Gracias al estudio de los huesos fósiles y las relaciones filogenéticas de *T. riodevensis* con el resto de Turiasauria y otros saurópodos se ha llegado a una hipótesis acerca de cómo pudo ser el organismo en su totalidad. A pesar de que no se ha conservado el esqueleto completo, se ha completado adjudicándole los valores más parsimoniosos de acuerdo con sus relaciones filogenéticas. Hay que tener en cuenta que toda reconstrucción de un dinosaurio debe ser tratada como hipótesis de trabajo, representando el conocimiento que se tiene en este momento acerca del animal. Sobre esta reconstrucción habrá que efectuar los cambios oportunos conforme avance nuestro conocimiento de los saurópodos. Sin embargo, el valor divulgativo de estas de estas reconstrucciones es enorme, pudiendo acercar al público los nuevos descubrimientos de una manera única.

Respecto a los últimos momentos de *Turiasaurus* antes de quedar enterrado y posteriormente fosilizado, sabemos que al menos parte de sus tejidos blandos sirvieron de alimento, probablemente para dinosaurios terópodos. Algunos de los huesos de *Turiasaurus riodevensis* muestran fracturas y perforaciones semejantes a los que causarían los dientes de un terópodo de gran tamaño, mientras que otros huesos aparecieron intactos. Entre ellos la ulna (CPT-1197) o el ílion (CPT-3961). Estos huesos poseen varios agujeros elípticos y otras marcas a lo largo y ancho de su superficie y parecen ser diferentes de las marcas de actividad de invertebrados descritas en otros huesos de dinosaurios a la par que semejantes a las marcas de dientes descritas en otros trabajos. Estas evidencias sugieren la depredación o carroñeo del cadáver de *Turiasaurus riodevensis* por parte de grandes dinosaurios terópodos. De hecho, en el propio yacimiento Barrihonda–El Humero (RD-10) también se han encontrado parte de los dientes de Allosauridae indet. y Dromaeosauridae indet. Además, se ha descrito la presencia de grandes tetanuros gigantes relacionados con los megalosaurios.

Con todos estos datos se permite caracterizar a *Turiasaurus*, y en concreto al ejemplar de Barrihonda–El Humero como el animal que fue: creció rápidamente, alcanzó su tamaño máximo y su plena madurez, y fue devorado, al menos en parte, por dinosaurios terópodos.

8.3. Turiasauria, grupo hermano de Neosauropoda

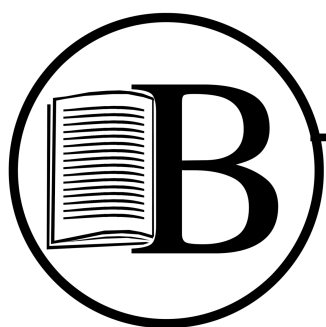
Desde el estudio original sabemos que *Turiasaurus riodevensis* es un eusaurópodo no neosaurópodo. De hecho, dado que la mayoría de estudios de anatomía funcional y paleobiología se han realizado habitualmente en neosaurópodos muy bien conocidos como *Giraffatitan* o *Diplodocus*, su estudio paleobiológico fue una de las razones para el arranque de esta tesis. Además, estos estudios son de gran interés para el estudio del resto de saurópodos, pudiendo *Turiasaurus* representar una situación intermedia entre los neosaurópodos y los saurópodos más primitivos.

Ya se ha comentado que las fracturas en las vértebras, así mismo, dejan ver el interior del arco neural y del centro vertebral, y no muestran evidencia alguna de tejido cancelar o cámaras internas. Si bien existen fosas neumáticas, el interior de estas vértebras es totalmente macizo. Esta característica es basal, y sugiere que el sistema neumático no estaría tan desarrollado como en neosaurópodos. Por esta razón, *Turiasaurus* necesitaría de un sistema tendinomuscular muy desarrollado para la sujeción del cuello.

La situación intermedia entre saurópodos primitivos y Neosauropoda se acentúa hacia los más derivados con su estudio paleohistológico. En cuanto a su microestructura desde un punto de vista puramente descriptivo y sistematico, dado que se trata de un eusaurópodo no neosaurópodo, como hipótesis de trabajo no esperábamos encontrar una remodelación secundaria extrema.

Si bien las citas anteriores apuntaban a que un hueso haversiano caracterizaba a los individuos de mayor tamaño de neosaurópodos y macronarios basales, la evidencia de un tejido claramente haversiano en *Turiasaurus* puede explicarse de dos maneras: o bien no es una característica de Neosauropoda, sino que apareció antes (como tarde, en el nodo Turiasauria+Neosauropoda); o bien estamos ante una convergencia debido al gigantismo desarrollado independientemente en varios clados.

Un ejemplar de 30 toneladas de *Mamenchisaurus* constituye el mayor dinosaurio de Asia, y cumple los requisitos para ser considerado un supergigante. Y sin embargo, no hay evidencia de hueso haversiano en su ulna. Por lo tanto, lo más probable es que dicho tejido apareciese en eusaurópodos no neosaurópodos más derivados que *Mamenchisaurus*. A falta de un mayor número de ejemplares muestreados de varios géneros de eusaurópodos basales, el origen comprobable de momento está en el nodo Turiasauria+Neosauropoda.



9. Referencias bibliográficas

- Abella, J. & Suñer, M. 2004. Un nuevo diente aislado de terópodo del yacimiento de El Chopo (Alpuente, Los Serranos, Valencia). In: *Libro de Resúmenes del II Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología*, 87-88.
- Akersten, W., & Trost, C.H. 2000. Function of avian air sac diverticula, implications for sauropod cervical biomechanics. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20(3)**: 25A.
- Akersten, W., & Trost, C.H. 2001. Studies on the function of avian air sac diverticula and possible comparisons with saurischian vertebral biomechanics II. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **21(3)**:27A.
- Akersten, W., & Trost, C.H. 2004. Air sac diverticula as passive support devices in birds and saurischian dinosaurs: an overlooked biomechanical system. *Journal of Morphology*, **260(3)**:275.
- Alcalá, L. & Martín, C. (1995): Huellas de dinosaurios en el Jurásico superior de Ababuj (Teruel). *Geogaceta*, **17**: 19-22.
- Alcalá, L., Cobos, A. & Royo-Torres, R. (2003): Icnitas de dinosaurio en el Castellar (Teruel). En: *XIX Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, Libro de resúmenes*, 28.
- Alcalá, L., Aberasturi, A., Cobos, A., Espílez, E., Fierro, I., González, A., Luque, L., Mampel, L. & Royo-Torres, R. 2007. New Late Jurassic–Early Cretaceous dinosaur remains from Teruel, Spain. *European 5th Meeting of Vertebrate Paleontology, Carcassonne, France, Abstracts*, 6–10. 47A.
- Alcalá L., Cobos. A., Espílez. E., Gascó. F., Mampel. L., Martín Escorza. C. & Royo-Torres, R. 2012. Icnitas de dinosaurios en la Formación Villar del Arzobispo de Ababuj (Teruel). *Geogaceta*, **51**: 31-34.
- Alcala, L., F. Perez-Lorente, L. Luque, A. Cobos, R. Royo-Torres & L. Mampel. 2014. Preservation of dinosaur footprints in shallow intertidal deposits of the Jurassic-Cretaceous transition in the Iberian Range (Teruel, Spain). *Ichnos*, **21(1)**:19-31.
- Alexander R. 1985. Mechanics of posture and gait of some large dinosaurs. *Zoological Journal of the*

Linnean Society, **83**:1–25.

Alexander, R. & Pond, C. 1992. Locomotion and bone strength of the white rhinoceros, *Ceratotherium simum*. *Journal of Zoology*, **227**: 63-69.

Amprino, R. 1947. La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. *Archives de Biologie*, **58**: 315–330.

Antón, M. 2003. Reconstructing fossil mammals: strengths and limitations of a methodology. *Palaeontological Association Newsletter*, **53**: 55-65.

Aurell, 1990. *El Jurásico Superior de la Cordillera Ibérica Central (provincias de Zaragoza y Teruel), análisis de Cuenca*. Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza, 509 pp.

Avanzini, M., Leonardi, G. & Mietto, P. 2003. *Lavinipes cheminii* ichnogen., ichnosp. nov., a possible sauropodomorph track from the Lower Jurassic of the Italian Alps. *Ichnos*, **10**: 179–193.

Ballman, P. 1969. Les oiseaux miocènes de la Grive-Saint-Alban (Isère). *Geobios*, **2**: 157-204.

Barco, J.L. 2009. *Sistemática e implicaciones filogenéticas y paleobiogeográficas del saurópodo Galvesaurus herreroi (Formación Villar del Arzobispo, Galve, España)*. Tesis doctoral, Universidad de Zaragoza.

Barco, J.L. & Ruiz-Omeñaca, J.I. 2001a. Primeros dientes de terópodo (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense): yacimientos Cuesta Lonsal y Las Cerradicas 2 (Galve, Teruel). In: *XVII Jornadas de Paleontología. Los fósiles y la Paleogeografía, Albarracín*. (Eds. G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene, y B. Azanza). Sociedad Española de Paleontología y Área y Museo de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, **1**, 239-246.

Barco, J.L. & Ruiz-Omeñaca, J.I. 2001b. Primeros restos postcraneales de terópodo (Dinosauria, Saurischia) en la Formación Villar del Arzobispo (Titónico- Berriasiense): Un centro vertebral caudal del yacimiento Carretera (Galve, Teruel). In: *XVII Jornadas de Paleontología. Los fósiles y la Paleogeografía, Albarracín*. (Eds. G. Meléndez, Z. Herrera, G. Delvene, y B. Azanza). Sociedad Española de Paleontología y Área y Museo de Paleontología de la

- Universidad de Zaragoza, **1**, 247-254.
- Barco, J. L., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G. & Ruiz-Omeñaca, J. I. 2005. Un nuevo dinosaurio saurópodo *Galvesaurus herreroi* gen. nov., sp. nov., del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, NE de España). *Naturaleza Aragonesa*, **15**: 4-17.
- Barco, J.L., Canudo, J. I. & Cuenca-Bescós, G. 2006a. Descripción de las vértebras cervicales de *Galvesaurus herreroi* Barco, Canudo, Cuenca-Bescós y Ruiz- Omeñaca, 2005 (Dinosauria, Sauropoda) del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, Aragón, España). *Revista Española de Paleontología*, **21 (2)**: 189-205.
- Baumel, J.J. & Witmer, L.M. 1993. Osteologia: In: Baumel, J.J., King, A.S., Breazile, J.E., Evans, H.E. & Vanden Berge, J.C. (eds.), *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. 2^o ed. Cambridge, Massachussets. Publications of the Nuttall Ornithological Club, **23**: 45-132.
- Baumel, J.J., King, A.S., Breazile, J.E., Evans, H.E., & Vanden Berge, J.C. 1993. *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium, Second Edition*. Nuttall Ornithological Club, Cambridge. 779 pp.
- Bellairs, A. d'A. 1970. *The life of reptiles*, Vol. 2. Universe Books, New York.
- Benton, M.J. 2004. Origin and relationships of Dinosauria. In: D.B. Weishampel, P. Dodson and H. Osmólska (eds.), *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley, pp. 7-19.
- Berman, D. S. & McIntosh, J.S. 1978. Skull and relationships of the Upper Jurassic Sauropod *Apatosaurus* (Reptilia, Saurischia). *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, **8**: 5-35.
- Bezuidenhout, A.J., Groenewald, H.B. & Soley, J.T. 1999. An anatomical study of the respiratory air sacs in ostriches. *Onderstepoort J Vet Res*, **66**: 317–325.
- Biewener, A.A. 1983. Locomotory stresses in the limb bones of two small mammals: the ground squirrel and chipmunk. *Journal of Experimental Biology*, **103**: 131-154.
- Blob, R.W. 2000. Interspecific scaling of the hindlimb skeleton in lizards, crocodilians, felids and canids: does limb bone shape correlate with limb posture? *Journal of Zoology*, 250: 507-531.

- Blob, R.W. & Biewener, A.A. 2001. Mechanics of limb bone loading during terrestrial locomotion in the green iguana (*Iguana iguana*) and American alligator (*Alligator mississippiensis*). *The Journal of Experimental Biology*, **204**: 1099-1122.
- Boas, J. E V. 1929. Biologisch-anatomische Studien über den Hals der Vögel. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter, Naturvidenskabelig og Mathematisk Afdeling*, Ser **9**: 1105–222.
- Bornhauser, C., & V. Ziswiler. 1983. Lokomotionsstudie und Funktionsanalyse der epaxonalen Muskulatur beim Nilkrokodil *Crocodylus niloticus* (Reptilia, Crocodylia). *Revue suisse de Zoologie*, **90**: 789–798.
- Borsuk-Bialynicka, M. 1977. A new camarasaurid sauropod *Opisthocoeleandria skarzynskii*, gen. n., sp. n. from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Palaeontologia Polonica*, **37**: 1-64.
- Britt, B.B. 1993. *Pneumatic postcranial bones in dinosaurs and other archosaurs*. Ph.D. dissertation, University of Calgary, Calgary, 383 pp.
- Britt, B.B. 1997. Postcranial pneumaticity. In Currie, P.J. & Padian, K. (eds.) *The encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego, 590–593.
- Britt, B.B., Makovicky, P.J. Gauthier, J. & Bonde, N. 1998. Postcranial pneumatization in *Archaeopteryx*. *Nature*, **395**: 374–376.
- Bryant, H.N., & Russell, A.P. 1992. The role of phylogenetic analysis in the inference of unpreserved attributes of extinct taxa. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, **337**: 405-418.
- Bryant, H. A. & Seymour, K.L. 1990. Observation and comments on the reliability of muscle reconstruction in fossil vertebrates. *Journal of Morphology*, **206**: 109-117.
- Byerly, T.C., 1925. The myology of *Sphenodon punctatum*. *University of Iowa Studies in Natural History*, **11**: 3–51.
- Canudo, J. I., Pérez-Lorente, F., Badiola, A., Barco, J. L., Cruzado-Caballero, P., Díaz- Martínez,

- I., Gasca, J. M., Gómez-Fernández, D., Moreno-Azanza, M. & Herrero-Gascón, J. 2008a. Evidencia de gregarismo en pequeños dinosaurios saurópodos del Titónico-Berriasiense (Formación Villar del Arzobispo, Galve, Teruel). In: *Libro de resúmenes. XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Colunga, 15-18 de Octubre del 2008*. (Eds. J. I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela y J. C. García Ramos). Colunga, 23-24.
- Carrano, M.T. 1997. Morphological indicators of foot posture in mammals: a statistical and biomechanical analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **121**: 77-104.
- Carrano, M.T. 1998. Locomotion in non-avian dinosaurs: integrating data from hindlimb kinematics, in vivo strains, and bone morphology. *Paleobiology*, **24**: 450-469.
- Carrano, M.T. 1999. What, if anything, is a cursor? Categories versus continua for determining locomotor habit in mammals and dinosaurs. *Zoological Journal of London*, **247**: 29-42.
- Carrano, M.T. 2000. Homoplasy and the evolution of dinosaur locomotion. *Paleobiology*, **26**: 489-512.
- Carrano, M. T. 2001. Implications of limb bone scaling, curvature and eccentricity in mammals and non-avian dinosaurs. *Journal of Zoology*, **254**: 41-55.
- Carrano, M.T. & Hutchinson, J.R. 2002. Pelvic and Hindlimb musculature of *Tyrannosaurus rex* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Morphology*, **253**: 207-228.
- Carrano, M.T. & Wilson, J.A. 2001. Taxon distributions and the tetrapod track record. *Paleobiology*, **27 (3)**: 564-582.
- Casanovas, M.L., Santafé, J.V., & Sanz, J.L. 2001. *Losillasaurus giganteus*, un nuevo saurópodo del tránsito Jurásico-Cretácico de la cuenca de “Los Serranos” (Valencia, España). *Paleontología i Evolució*, **32-33**: 99-122.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V. & Santisteban-Bové, C. 1993. First Dinosaur teeth from the Lower Cretaceous of Benicazara (Aras de Alpuente, Valencia). *Revue de Paléobiologie*, **Vol. Espéc. 7**: 37-44.

- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V. & Santisteban-Bové, C. 1995a. *Dacentrurus armatus* (Stegosauria, Dinosauria), en el Cretácico inferior de la comarca de Los Serranos (Valencia, España). *Revista Española de Paleontología*, **10(2)**: 273-283.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V. & Pereda Superbiola, X. 1995b. Nuevo material de estegosaurios en el Cretácico Inferior de Valencia (Aras de Alpuente, localidad de Losilla I). *Paleontología i Evolució*, **28-29**: 269-274.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V., Pereda-Superbiola, X. & Santisteban-Bové, C. 1995c. Presencia por primera vez en España de Dinosaurios Estegosaurios (Cretácico Inferior de Aldea de Losilla, Valencia). *Revista Española de Paleontología*, **10(1)**: 83-89.
- Casanovas-Cladellas, M.L., Santafé-Llopis, J.V., Santisteban-Bové, C. & Pereda-Superbiola, X. 1999. Estegosaurios (Dinosauria) del Jurásico Superior-Cretácico inferior de la Comarca de Los Serranos (Valencia, España). *Revista Española de Paleontología*, **nº extr. Homenaje al Prof. J. Truyols**, 57-63.
- Castanet, J. 1974. Etude histologique des marques squelettiques de croissance chez *Vipera aspis* L. (Ophidia, Viperidae). *Zoologica Scripta*, **3**: 137-151.
- Castanet, J., & E. Smirina. 1990. Introduction to the skeletochronological method in amphibians and reptiles. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie Animale, 13^e série*, **11**: 191-196.
- Castanet, J., H. Francillon-Vieillot, F. J. Meunier, & A. d. Ricqlès. 1993. Bone and individual aging. Pp. 245-283 *in* B. K. Hal l, ed., *Bone*, Vol. 7. Bone growth—B. CRC Press, Boca Raton, Fla.
- Castanet, J., A. Grandin, A. Abourachid, & A. de Ricqlès. 1996. Expression de la dynamique de croissance dans la structure de l'os périostique chez *Anas platyrhynchos*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série III, Sciences de la Vie*, **319**: 301-308.
- Chiappe, L.M. 1995. The first 85 million years of avian evolution. *Nature*, **378**: 349-355.
- Chinsamy, A. 1994. Dinosaur bone histology: implications and inferences. *In* G. D. Rosenberg & D. L. Wolberg, eds., *DINOfest: proceedings of a conference for the general public*, March 24, 1994.

- Paleontological Society Special Publication*, **7**: 213–227. Indianapolis, Ind.
- Chinsamy, A., & Dodson, P. 1995. Inside a dinosaur bone. *American Scientist*, **83**: 174–180.
- Chinsamy, A., L. M. Chiappe, & Dodson, P. 1995. Mesozoic avian bone microstructure: physiological implications. *Paleobiology*, **21**: 561–574.
- Christiansen, P. & Bonde, N. 2000. Axial and appendicular pneumaticity in *Archaeopteryx*. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **267**: 2501–2505.
- Cobos, A., Mampel, L., Royo-Torres, R., Espílez, E. & Alcalá, L. 2005. Nuevos yacimientos de icnitas de dinosaurio en Formiche Alto (Teruel). *Geogaceta*, **38**: 19–22.
- Cobos, A., Royo-Torres, R. & Alcalá, L. 2008. Presencia del estegosaurio *Dacentrurus* en Riodeva (Teruel). In: Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L. & García Ramos, J.C. (Eds.) *Libro de resúmenes. XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Colunga, 15-18 de Octubre del 2008. 89-80.
- Cobos, A., Royo-Torres, R. Luque, L. Alcalá, L. & Mampel, L. 2010 An Iberian stegosaurs paradise: The Villar del Arzobispo Formation (Tithonian–Berriasian) in Teruel (Spain), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, doi:10.1016/j.palaeo.2010.05.024.
- Cobos, A., Lockley, M.G., Gascó, F., Royo-Torres, R. & Alcalá, L. 2014. Megatheropods as apex predators in the typically Jurassic ecosystems of the Villar del Arzobispo Formation (Iberian Range, Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2014.02.008>.
- Coombs, W.P. 1979. Osteology and myology of the hindlimb in the Ankylosauria (Reptilia, Ornithischia). *Journal of Paleontology*, **53**: 666-684.
- Cooper, M.R.A. 1981. The prosauropod dinosaur *Massospondylus carinatus* Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance. *Occasional Papers of the National Museums and Monuments of Rhodesia B, Natural Sciences*, **6**: 689-840.
- Cooper, M.R.A. 1984. A reassessment of *Vulcanodon karibaensis* Raath (Dinosauria: Saurischia)

- and the origin of the Sauropoda. *Palaeontologia Africana*, **25**: 203-231.
- Cope, E. D. 1877. On a gigantic saurian from the Dakota Epoch of Colorado. *Palaeontological Bulletin*, **25**: 5–10.
- Cover, M.S. 1953. Gross and microscopic anatomy of the respiratory system of the turkey. III. The air sacs. *Am J Vet Res* 14:239–245.
- Curry, K. 1998. Histological quantification of growth rates in *Apatosaurus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18**: 36A.
- Curry Rogers, K. & Forster, C.A.. 2001. The last of the dinosaur titans: a new sauropod from Madagascar. *Nature*, **412**: 530-534.
- Curry Rogers, K. 2005. Titanosauria: a phylogenetic overview. In: Curry Rogers, K.A. & Wilson, J.A. (Eds.) *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley, 50-103.
- Curtice, B.D. 1998. Sauropod vertebral variation and its phylogenetic impact. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18(3)**: 37A.
- Díaz Molina & Yébenes, A. 1987. La sedimentación litoral y continental durante el Cretácico inferior. Sinclinal de Galve, Teruel. *Estudios geológicos, Volumen extraordinario Galve-Tremp*: 3-21
- Díaz, M., Yébenes, A., Goy, A. & Sanz, J. L. 1984. Landscapes inhabited by Upper Jurassic/Lower Cretaceous archosaurs (Galve, Teruel, Spain). In: *Third symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers*. (Eds. W. F. Reif y F. Westphal). Attempto Verlag, Tübingen, 67-72.
- Díaz-Molina, M., Yébenes, A., Goy, A. & Sanz, J.L. 1985. Le Jurassique Supérieur detritique-carbonaté du synclinal de Galve (Teruel). *Strata, Série (2)*, **2**: 155-182.
- D’Orazi Porchetti, S. & Nicósia, U. 2007. Re-examination of some large Early Mesozoic tetrapod footprints from the African collection of Paul Ellenberger. *Ichnos*, **14**: 219–245.

- Duncker, H.-R. 1971. The lung air sac system of birds. *Advances in Anatomy, Embryology, and Cell Biology*, **45**: 1-171.
- Duncker, H.-R. 1972. Structure of avian lungs. *Respiration Physiology*, **14**: 44-63.
- Duncker, H.-R. 1974. Structure of the avian respiratory tract. *Respiration Physiology*, **22**:1-19.
- Dunham, A.E., Overall, K.L., Porter, W.P. & Forster, C.A. 1989. Implications of ecological energetics and biophysical and developmental constraints for life-history variation in dinosaurs. In J. O. Farlow, ed. *Paleobiology of the dinosaurs. Geological Society of America Paper*, **238**: 1-21.
- Dutuit, J.M. & Ouazzou, A. 1980. Découverte d'une piste de dinosaure sauropode sur le site d'empreintes de Demnat (Haut-Atlas Marocain). *Mémoire de la Société Géologique de France, New Series* **139**: 95-102.
- Ellenberger, P. 1972. Contribution à la classification des Pistes de Vertébrés du Trias: Les types du Stormberg d'Afrique du sud. (I partie). *Paleovertebrata*, Mémoire extraordinaire, Montpellier **104**: 1-117.
- Elzanowski A. 1987. Cranial and eyelid muscles and ligaments of the tinamous (Aves: Tinamiformes). *Zoologische Jahrbücher, Anatomie*, **116**: 63-118.
- Emelianov, S. W. 1936. Die Morphologie der Tetrapodenrippen. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere*, **62**:173-274.
- Evans, S.E., Prasad, G.V.R., & Manhas, B.K. 2001. Rhynchocephalians (Diapsida: Lepidosauria) from the Jurassic Kota Formation of India, *Zoological Journal of the Linnean Society*, **133**: 309-334. 10.1111/j.1096-3642.2001.tb00629.x
- Farlow, J.O. 1992. Sauropod tracks and trackmakers: integrating the ichnological and skeletal records. *Zubia*, **10**: 89-138.
- Farlow, J. O., & Brett-Surman, M.K. (Eds.) 1997. *The complete dinosaur*. Indiana University Press,

Bloomington and Indianapolis.

Farlow, J.O., Pittman, J.G., & Hawthorne, J.M. 1989. *Brontopodus birdi*, Lower Cretaceous sauropod footprints from the U. S. Gulf coastal plain. In: Gillette, D.D. & Lockley, M.G. (eds.), *Dinosaur Tracks and Traces*, 371–394. Cambridge University Press, Cambridge.

Farlow, J. O., P. Dodson, & Chinsamy, A. 1995. Dinosaur biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**: 445–471.

Feduccia, A. 1982. Osteología de las aves. In: Sisson, S. & Grossman, J.D. (eds.), *Anatomía de los animales domésticos*, Vol. 2, Salvat, Barcelona, pp. 1960-1973.

Fisher, H. I., & Goodman, D.C.. 1955. The myology of the Whooping Crane, *Grus americana*. *Illinois Biological Monographs*, **24**: 1–127.

Francillon-Vieillot, H., V. de Buffrénil, J. Castanet, J. Géraudie, F. J. Meunier, J. Y. Sire, L. Zylberberg, & de Ricqlès, A. 1990. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. Pp. 471–530. In: Carter, J.G. (Ed.) *Skeletal biomineralization: patterns, processes and evolutionary trends*, Vol. 1. Van Nostrand Reinhold, New York.

Frey, E. 1988a. Anatomie des Körperstammes von *Alligator mississippiensis* Daudin. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, A*, **24**: 1-106.

Frey, E. 1988b. Das Tragsystem der Krokodile - eine biomechanische und phylogenetische Analyse. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, A*, **26**: 1-60.

Garcia-Ramos, J. C., Piñuela, L., & Avanzini, M. (2005): From Babies to giants: extreme sizes in sauropod tracks. Deltaic series of the Asturias Upper Jurassic (N Spain). In: *International symposium on dinosaurs and other vertebrates palaeoichnology, Abstract book*, 60-61.

Garcia-Ramos, J. C., Piñuela, L. & Lires, J. 2006: *Atlas del Jurásico de Asturias*. Ediciones Nobel, 225 pp.

Gasc, J.-P. 1981. Axial musculature; pp. 354–435. In: Gans, C. & Parsons, T.S. (eds.) *Biology of the Reptilia*. Academic Press, New York.

- Gascó, F. 2009a. Los dinosaurios de la colección del Museo de Ciencias Naturales de Valencia. *Paleolusitana*, **1**: 221-228.
- Gascó, 2009b. *Sistemática y anatomía funcional de Losillasaurus giganteus Casanovas, Santafé & Sanz, 2001 (Turiasauria, Sauropoda)*. Trabajo de investigación del Diploma de Estudios Avanzados, Universidad Autónoma de Madrid.
- Gascó, 2010. Anatomía funcional de las vértebras cervicales de *Losillasaurus giganteus* (Turiasauria, Sauropoda). *Cidaris*, **30**: 145-150.
- Gascó, F., Cobos, A., Royo-Torres, R., Mampel, L. & Alcalá, L. 2012. Theropod teeth diversity from the Villar del Arzobispo Formation (Tithonian-Berriasian) at Riodeva (Teruel, Spain). *Paleobiodiversity and Palaeoenvironments*, **92 (2)**: 273-285.
- Galton, P.M. 1969. The pelvic musculature of the dinosaur *Hypsilophodon* (Reptilia: Ornithischia). *Postilla*, **131**:1-64.
- Galton, P.M. 1990. Basal Sauropodomorpha-Prosauropoda. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.) *The Dinosauria*, University of California Press, Berkeley, pp. 320-344.
- Gauthier, J. A. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. In: Padian, K. (ed.), *The Origin of Birds and the Evolution of Flight*. California Academy of Sciences, Memoir 8. Pp. 1–55.
- George, J. C., & A. J. Berger. 1966. *Avian Myology*. Academic Press, New York and London, 500 pp.
- Gatesy, S.M. 1990. Caudofemoral musculature and the evolution of theropod locomotion. *Paleobiology*, **16(2)**: 170-186.
- Gatesy, S.M. 1995. Functional evolution of the hindlimb and tail from basal theropods to birds. In: Thomason, J.J. (Ed.) *Functional morphology in vertebrate paleontology*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 219-234.
- Goette, A. 1897. Über den Wirbelbau bei den Reptilien und einigen anderen Wirbelthieren.

Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, **62**: 343–394.

Gorniak, G.C., Rosenberg, H.I., & Gans, C. 1982. Mastication in the tuatara, *Sphenodon punctatus* (Reptilia: Rhynchocephalia): structure and activity of the motor system, *Journal of Morphology*, **171**: 321–353. DOI: 10.1002/jmor.1051710307

Gross, W. 1934. Die Typen des mikroskopischen Knochenbaues bei fossilen Stegocephalen und Reptilien. *Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, **203**: 731–764.

Haas, G. 1973. Muscles of the jaws and associated structures in the Rhynchocephalia and Squamata, p. 285–490. In: Gans, C. & Parsons, T.S. (Eds.) *Biology of the Reptilia volume 4*. Academic Press, New York and London.

Hair, P. 1868. On the arrangement of the muscular fibers of the alligator. *Journal of Anatomy*, **2**: 26–41.

Ham, A.W. 1953. *Histology*. Lippincott, Philadelphia, 2nd Ed.

Harris JD. 2004. Confusing dinosaurs with mammals: tetrapod phylogenetics and anatomical terminology in the world of homology. *Anatomical Record A*, **281**:1240–1246.

Harris, J.D. 2006a. Cranial osteology of *Suuwassea emilieae* (Sauropoda: Diplodocoidea: Flagellicaudata) from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**: 88–102.

Harris, J. D. & Dodson, P. 2004. A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, **49**:197–210.

Harvey, E.B., Kaiser, H.E. & Rosenberg, L.E. 1968. *An atlas of the domestic turkey (Meleagris gallopavo): myology and osteology*. Washington, DC: U.S. Atomic Energy Commission.

Heinrich, W. D. 1999. The taphonomy of dinosaurs from the Upper Jurassic of Tendaguru (Tanzania) based on field sketches of the German Tendaguru expedition (1909–1913). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, **2**: 25–61.

- Henderson, D.M. 2006. Burly gaits: centers of mass, stability and the trackways of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26**: 907–921.
- Hendrickx, C. & Mateus, O. 2014. *Torvosaurus gurneyi* n. sp., the largest terrestrial predator from Europe, and a proposed terminology of the maxilla anatomy in nonavian theropods. *PLoS ONE*, **9** (3): e88905.
- Hoffstetter, R. & Gasc, J.P. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles, p. 201-330. In: Gans, C., Bellairs, C. & Parsons, T. (eds.), *Biology of the Reptilia, volume 1*. Academic Press, London.
- Hogg, D.A. 1984a. The development of pneumatization in the postcranial skeleton of the domestic fowl. *Journal of Anatomy*, **139**: 105–113.
- Hogg, D.A. 1984b. The distribution of pneumatization in the skeleton of the adult domestic fowl. *Journal of Anatomy*, **138**: 617–629.
- Holland, W.J. 1924. The skull of *Diplodocus*. *Memoirs of the Carnegie Museum*, **9** (3–4): 379–403.
- Holliday, C.M. 2009. New insights into dinosaur jaw muscle anatomy. *The Anatomical Record*, **292**: 1246-1265.
- Holliday, C.M. & Witmer, L.M. 2007. Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology*, **268**: 457–484.
- Holliday, C.M. & Witmer, L.M. 2008. Cranial kinesis in dinosaurs: intracranial joints, protractor muscles, and their significance for cranial evolution and function in diapsids. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**: 1073–1088.
- Huene, F. F. 1932. *The Fossil Reptile Order Saurischia, Their Development and History* (translated from German) (Gebrueder Borntraeger, Leipzig).
- Hutchinson, J.R. 2001a. The evolution of pelvic osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **131**: 123-168.

- Hutchinson, J.R. 2001b. The evolution of femoral osteology and soft tissues on the line to extant birds (Neornithes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **131**: 169-197.
- Hutchinson, J.R. 2004. Biomechanical Modeling and Sensitivity Analysis of Bipedal Hability. II. Extinct Taxa. *Journal of Morphology*, **262**: 441-461.
- Hutchinson, J.R. & Gatesy, S.M. 2000. Adductors, abductors, and the evolution of archosaur locomotion. *Paleobiology*, **26**: 734-751.
- Hutchinson, J. R., Anderson, F.C., Blemker, S.S. & Delp, S.L. 2005. Analysis of hindlimb muscle moment arms in *Tyrannosaurus rex* using a three-dimensional musculoskeletal computer model: implications for stance, gait, and speed. *Paleobiology*, **31**: 676-701.
- Iordansky, N.N. 1973. The skull of the Crocodilia. In: Gans, C., Parsons, T.S. (Eds.) *Biology of the reptilian, Vol 4, Morphology* D. New York, NY: Academic Press. p 201-262.
- Janensch, W. 1914b. Bericht über den Verlauf der Tendaguru-Expedition. *Archiv für Biontologie*, **3**: 17-58.
- Janensch W. 1936. Die Schädel der Sauropoden *Brachiosaurus*, *Barosaurus*, und *Dicraeosaurus* aus den Tendaguruschichten Deutsch-Ostafrikas. *Palaeontographica, Supplement 7*, **1(2)**:147-298.
- Janensch, W. 1947. Pneumatizität bei Wirbeln von Sauropoden und anderen Saurischiern. *Palaeontographica, Supplement 7*, **(I,3)**:1-25.
- Janensch, W. 1961. Die Gliedmaßen und Gliedmaßengürtel der Sauropoden der Tendaguru-Schichten. *Palaeontographica, Supplement 7*, **(I,3)**: 177-235.
- Jarman, P. 1983. Mating systems and sexual dimorphism in large, terrestrial, mammalian herbivores. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **58**: 485-520.
- Jones, M.E.H. 2008. Skull shape and feeding strategy in *Sphenodon* and other Rhynchocephalia (Diapsida: Lepidosauria), *Journal of Morphology*, **269**: 945-966.
- King, A.S. 1966. Structural and functional aspects of the avian lungs and air sacs. *International*

Review of General and Experimental Zoology, **2**: 171–267.

King, A.S., & Kelly, D.F. 1956. The aerated bones of *Gallus domesticus*: the fifth thoracic vertebra and sternal ribs. *British Veterinary Journal*, **112**: 279-283.

Klein, N. & Sander, P.M. 2008. Ontogenetic stages in the long bone histology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, **34**: 248–264.

Klein, N., Sander, P.M. & Suteethorn, V. 2009. Bone histology and its implications for the life history and growth of the Early Cretaceous titanosaur *Phuwiangosaurus sirindhornae*. *Geological Society of London Special Publications*, **315**: 217–228. 60.

Klevezal, G. A. 1996. *Recording structures of mammals: determination of age and reconstruction of life history*. Balkema, Rotterdam.

Landolt, R., & Zweers, G. 1985. Anatomy of the muscle-bone apparatus of the cervical system in the mallard (*Anas platyrhynchos* L.). *Netherlands Journal of Zoology*, **35(4)**: 611-670.

Lapparent, A.F. 1960. Les Dinosauriens du "Continental intercalaire" du Saharal central. *Mémoires de la Société géologique de France, nouvelle série*, **39(88A)**:1-57.

Lapparent, A. F., le Joncour, M., Mathieu, A. & Plus, B. 1965. Découverte en Espagne d'empreintes de pas de Reptiles mésozoïques. *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)*, **63**: 225-230.

Lapparent, A.F. 1966. Nouveaux gisements de Reptiles mésozoïques en Espagne. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **84**: 103-110.

Latorre-Macarrón, P., Pascual Arribas, C., Sanz-Pérez, E. & Hernández Medrano, N. 2006. El yacimiento con huellas de saurópodos de Miraflores I, Fuentes de Magaña (Soria, España). In: *Actas de las III Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno*, 273-296.

Lauder, G.V. 1995. On the inference of function from structure. In: J.J. Thomason (ed.) *Functional morphology in vertebrate paleontology*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-18.

- Le Loeuff, J. 1993. European titanosaurids. *Revue de Paléobiologie*. **Volume Spéciale 7**: 105–117.
- Lires, J., Piñuela, L. & García-Ramos, J.C. 2001a: Nuevos datos y reinterpretación del yacimiento jurásico de icnitas de dinosaurio de la playa de La Griega (Colunga, Asturias). *SEPAZ*, **5.1**: 342- 347.
- Lockley, M.G. & Meyer, C.A. 2000. *Dinosaur Tracks and other fossil footprints of Europe*. 323 pp. Columbia University Press, New York.
- Lockley, M.G., Farlow, J.O., & Meyer, C.A. 1994a. *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen nov. and the significance of wide-and narrow-gauge sauropod trackways. *Gaia*, 10: 135–145.
- Lockley, M.G., Lires, J., García-Ramos, J.C., Pinuela, L., & Avanzini, M. 2007. Shrinking the World's Largest Dinosaur Tracks: Observations on the Ichnotaxonomy of *Gigantosauropus asturiensis* and *Hispanosauropus hauboldi* from the Upper Jurassic of Asturias, Spain. *Ichnos*, **14**: 247–255.
- Longman, H.A. 1933. A new dinosaur from the Queensland Cretaceous. *Memoirs of the Queensland Museum*, **10**: 131–144.
- Luque, L., Cobos, A., Royo-Torres, R., Espílez, E. & Alcalá, L. 2005. Caracterización de los depósitos sedimentarios con dinosaurios de Riodeva (Teruel). *Geogaceta*, **38**: 27–30.
- Madsen, J.H. Jr., McIntosh, J.S. & Berman, D.S. 1995. Skull and atlas-axis complex of the Upper Jurassic sauropod *Camarasaurus* Cope (Reptilia: Saurischia). *Bulletins of the Carnegie Museum of Natural History*, **31**: 1–115.
- Maidment, S.C.R., Norman, D.B., Barrett, P.M. & Upchurch, P. 2008. Systematic and phylogeny of Stegosauria (Dinosauria: Ornithischia). *Journal of Systematic Palaeontology*, **6 (4)**: 367–407.
- Marsh, O. C. 1877. Notice of a new and gigantic dinosaur. *American Journal of Science, Series 3*, **14**: 87–88.
- Marsh, O.C. 1879. Principal characters of American Jurassic dinosaurs. Part II. *American Journal of Science, Series 3*, **17**: 86–92.

- Mas, J.R., Alonso, A. & Meléndez, N. 1982. El Cretácico basal "Weald" de la cordillera Ibérica Suroccidental (NW de la provincia de Valencia y E de Cuenca). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **8**: 309-335.
- Mateus, O., Maidment, S. C. R., & Christiansen, N. A. (2009) - A new long-necked 'sauropod-mimic' stegosaur and the evolution of the plated dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B*, doi:10.1098/rspb.2008.1909.
- Meléndez, M. N. (1983). *Seminarios de Estratigrafía, Monografías*, 9, 242 p.
- Mensink, H. & Mertmann, D. 1984. Dinosaurierfährten (*Gigantosauropus asturiensis* n. g. n. sp.; *Hispanosaurus hauboldi* n.g. n.sp.) im Jura Asturiens bei La Griega und Ribadasella (Spanien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, **7**: 405–415.
- Molnar, R. E., & Frey, E. 1987. The paravertebral elements of the Australian ankylosaur *Minmi* (Reptilia: Ornithischia, Cretaceous). *Neues Jahrbuch für Geologie und Mineralogie, Abhandlungen*, **75**: 19–37.
- Mocho, P., Royo-Torres, R., Malafaia, E., Escaso, F., Silva, B. & Ortega, F. 2015. Turiasauria-like teeth from the Upper Jurassic of the Lusitanian Basin, Portugal. *Historical Biology: An International Journal of Paleobiology*. doi:10.1080/08912963.2015.1049948
- Müller, B. 1908. The air sacs of the pigeon. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **50**: 365–414.
- Murakami, G., K. Akita, & Sato, T. 1991. Arrangement and innervation of the iliocostalis and longissimus muscles of the brown caiman (*Caiman crocodilus fuscus*: Alligatoridae, Crocodilia). *American Journal of Anatomy*, **192**: 241–256.
- Norman, D. B. 1980. On the ornithischian dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **178**: 1–103.
- Novas, F.E. 1996. Dinosaur monophyly. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**: 723-741.

- O'Connor, M.P. 2003. *Pulmonary Pneumaticity in Extant Birds and Extinct Archosaurs*. 304 pp. PhD thesis, Stony Brook University.
- O'Connor, M.P. 2004. Pulmonary pneumaticity in the postcranial skeleton of extant aves: a case study examining Anseriformes. *Journal of Morphology*, **261**: 141–161.
- O'Connor, M.P. 2006. Postcranial pneumaticity: An evaluation of soft-tissue influences on the postcranial skeleton and the reconstruction of pulmonary anatomy in archosaurs. *Journal of Morphology*, **267**: 1199–1226.
- Organ, C. L. 2006. Thoracic epaxial muscles in living archosaurs and ornithomimid dinosaurs. *Anatomical Record*, **288A**: 782–793.
- Ortega, F., Royo-Torres, R., Gascó, F., Escaso, F. & Sanz, J.L. 2010. New evidences of the sauropod *Turiasaurus* from the Portuguese Upper Jurassic. *8th EAVP Meeting Abstract Volume*, p 62.
- Otero, A. & Vizcaíno, S.F. 2008. Hindlimb musculature and function of *Neuquensaurus australis* (Sauropoda: Titanosauria). *Ameghiniana*, **45** (2): 333–348.
- Owen, R. 1875. Monograph of the British Fossil Reptilia of the mesozoic formations. Part II. Genera *Bothriospondylus*, *Cetiosaurus*, *Omosaurus*. *Palaeontographical Society Monographs*, **29**: 15–94.
- Padian, K. 1997. Physiology. In: Currie, P.J. & Padian, K. (Eds.) *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, San Diego. Pp. 552–55.
- Pereda Suberbiola, X. & Galton, P.M. (2001): Reappraisal of the nodosaurid ankylosaur *Struthiosaurus austriacus* from the Upper Cretaceous Gosau Beds of Austria. In: Carpenter, K. (ed.), *The Armored Dinosaurs*, Indiana Univ. Press, 173–210 .
- Pereda Suberbiola, X. Galton, P.M., Ruiz-Omeñaca J.I. & Canudo, J.I. 2005. Dermal spines of stegosaurian dinosaurs from the Lower Cretaceous (Hauterivian- Barremian) of Galve (Teruel, Aragón, Spain). *Geogaceta*, **38**: 35–38.
- Pérez-Lorente, F. & Romero-Molina, M.M. 2001. Nuevas icnitas de dinosaurios terópodos y saurópodos en Galve y Miravete de la Sierra (Teruel, España). *Geogaceta*, **30**: 115–118.

- Pérez-Lorente, F., Cuenca-Bescós, G., Aurell, M., Canudo, J. I., Soria, A. R. & Ruiz- Omeñaca, J. I. 1997. Las Cerradicas tracksite (Berriasian, Galve, Spain): Growing evidence for quadrupedal ornithopods. *Ichnos*, **5**: 109-120.
- Perry, S.F. & Reuter, C. 1999. Hypothetical lung structure of *Brachiosaurus* (Dinosauria: Sauropoda) based on functional constraints. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, **2**: 75-79.
- Pi, L., Ouyang, H. & Ye, Y. 1996. A new species of sauropod from Zigong, Sichuan, *Mamenchisaurus youngi*. In: Department of Spatial Planning and Regional Economy (Eds.) *Papers on Geosciences Contributed to the 30th International Geological Congress*. China Economic Publishing House, Beijing, pp. 87–91 (in Chinese).
- Powell, J.E. 2003. *Revision of South American Titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects*. PhD. Dissertation, Records of the Queen Victoria Museum 111, Launceston, 173 pp.
- Radinsky, L.B. 1987. *The evolution of vertebrate design*. The University of Chicago Press, Chicago, 188 pp.
- Reid, R. E. H. 1981. Lamellar-zonal bone with zones and annuli in the pelvis of a sauropod dinosaur. *Nature*, **292**: 49–51.
- Reid, R. E. H. 1990. Zonal “growth rings” in dinosaurs. *Modern Geology*, **15**: 19–48.
- Reid, R. E. H. 1997a. Dinosaurian physiology: the case for “intermediate” dinosaurs. In Farlow, J.O. & Brett-Surman, M.K. (Eds.) *The Complete Dinosaur*. Bloomington. Indiana University Press. Pp. 449–473.
- Reid, R. E. H. 1997b. How dinosaurs grew. In Farlow, J.O. & Brett-Surman, M.K. (Eds.) *The Complete Dinosaur*. Bloomington. Indiana University Press. Pp. 403–413.
- Ricqlès, de A. 1968. Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrapodes. I. Origine du tissu osseux plexiforme des Dinosauriens Sauropodes. *Annales de Paléontologie*, **54**: 133–145.

- Ricqlès, de A. 1976. Recherches paléohistologiques sur les os longs des Tétrápodes. VII. Sur la classification, la signification fonctionnelle et l'histoire des tissus osseux des Tétrápodes. *Annales de Paléontologie*, **62**: 71–126.
- Ricqlès, de A. 1980. Tissue structures of dinosaur bone: functional significance and possible relation to dinosaur physiology. In: Thomas, R.D.K. & Olson, E.C. (Eds.) *A cold look at the warm-blooded dinosaurs*. AAAS Selected Symposium. Westview, Boulder, Colorado. Pp. 103–139.
- Ricqlès, de A. 1983. Cyclical growth in the long limb bones of a sauropod dinosaur. *Acta Palaeontologica Polonica*, **28**: 225–232.
- Ricqlès, A. de F. J. Meunier, J. Castanet, & Francillon-Vieillot, H. 1991. Comparative microstructure of bone. In: B. K. Hall, (Ed.) *Bone, Vol. 3. Bone matrix and bone specific products*. CRC Press, Boca Raton, Florida. Pp. 1–78.
- Rimblot-Baly, F., de Ricqlès, A. & Zylberberg, L. 1995. Analyse paléohistologiques d'une série de croissance partial chez *Lapparentosaurus madagascariensis* (Jurassique moyen): essai sur la dynamique de croissance d'un dinosaure sauropode. *Annales de Paléontologie*, **81**: 49–86.
- Rodrigues, L.A. & Santos, V.F. 2004. A Geometric Morphometrics Study on Sauropod Tracks. In: Elewa, A.M.T. (Ed.) *Morphometrics—Applications in Biology and Paleontology*, 129–143. Springer–Verlag, Heidelberg.
- Romer, A.S. 1923a. Crocodilian pelvic muscles and their avian and reptilian homologues. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **58**: 533–552.
- Romer, A.S. 1923b. The pelvic musculature of saurischian dinosaurs. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **58**: 605–617.
- Romer, A.S. 1927. The pelvic musculature of ornithischian dinosaurs. *Acta Zoologica*, **8**: 225–275.
- Royo y Gómez, J. (1925): Sobre los restos de reptiles weáldicos de Benagéber (Valencia) y algunos moluscos cuaternarios de Villavieja (Castellón) (Sesión del 6 de Mayo de 1925). *Boletín de la*

Real Sociedad Española de Historia Natural, **25**: 251-252.

Royo y Gómez, J. 1926. Los descubrimientos de reptiles gigantes en Levante. *Boletín de la Sociedad Castellonense de Cultura*, **7 (3)**: 147-162.

Royo y Gómez, J. 1927a. Sesión del 9 de Marzo de 1927. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **27**.

Royo y Gómez, J. 1927b. Sesión del 6 de Abril de 1927. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **27**.

Royo y Gómez, J. 1927c. Sesión del 6 de Julio de 1927. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **27**.

Royo-Torres, R. 2009. *El saurópodo de Peñarroya de Tastavins*. Instituto de Estudios Turolenses.

Royo-Torres, R. & Cobos, R. 2004. Estudio sistemático de un ilion de Sauropoda del yacimiento Pino de Jarque 2 en Riodeva (Teruel). VI Congreso Geológico de España, Zaragoza, 12 al 15 de julio, 2004 (Eds. C. Liesa Carrera, A. Pocovi Juan, C. Sancho Marcén, F. Colombo Piñol, A. González Rodríguez y A. R. Soria de Miguel). *Geo-Temas*, **6(5)**: 59-62.

Royo-Torres, R. & Cobos, A. 2005. Presencia en Riodeva (Teruel) de la mayor vértebra caudal (Dinosauria, Sauropoda) de Europa. *Geogaceta*, **38**: 23-26.

Royo-Torres, R. & Cobos, A. 2009. Turiasaur sauropods in the Tendaguru beds of Tanzania. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29(3)**: 52.

Royo-Torres, R. & Upchurch, P. 2012. The cranial anatomy of the sauropod *Turiasaurus riodevensis* and implications for its phylogenetic relationships. *Journal of Systematic Palaeontology*, **10**: 553–583. doi: 10.1080/14772019.2011.598577

Royo-Torres, R., Cobos, A. & Alcalá, L. 2006. A Giant European Dinosaur and a New Sauropod Clade. *Science*, **314**: 1925-1927.

Royo-Torres, R., Cobos, A., Aberasturi, A., Espilez, E., Fierro, I., González, A., Luque, L.,

- Mampel, L. & Alcalá, L. (2007): Riodeva sites (Teruel, Spain) shedding light to European Sauropod phylogeny. *Geogaceta*, **41**: 183-186.
- Royo-Torres, R., Cobos, A. & Alcalá, L. 2008. Primeros restos directos de dinosaurios en la Sierra de Albarracín (Teruel). *Libro de resúmenes. XXIV Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Colunga, 15-18 de Octubre del 2008* (Eds. J. I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela y J. C. García Ramos). Colunga, 189-190.
- Royo-Torres, R., Cobos, A., Luque, L., Aberasturi, A., Espílez, E. Fierro, I., González, A., Mampel, L. & Alcalá, L. (2009 a). High European Sauropod dinosaur diversity during Jurassic-Cretaceous transition in Riodeva (Teruel, Spain). *Palaeontology*, **52**, 5: 1009-1027.
- Royo-Torres, R., Upchurch, P., Mannion, P. D., Mas, R., Cobos, A., Gascó, F., Alcalá, L. & Sanz, J. L. (2014), The anatomy, phylogenetic relationships, and stratigraphic position of the Tithonian–Berriasian Spanish sauropod dinosaur *Aragosaurus ischiaticus*. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **171**: 623–655.
- Rowe, T. 1986. Homology and evolution of the deep dorsal thigh musculature in birds and other Reptilia. *Journal of Morphology*, **189**: 327-346.
- Ruiz-Omeñaca, J. I. & Canudo, J.I. (2003): Dinosaurios (Saurischia, Ornithischia) en el Barremiense (Cretácico inferior) de la Península Ibérica. En: Pérez-Lorente, F. (Coord.) *Dinosaurios y otros reptiles Mesozoicos en España*, 269-312.
- Ruiz-Omeñaca, J.I. & Pereda-Suberbiola, X. (1999): Un documento inédito de Royo y Gómez sobre los dinosaurios del Levante. *Temas Geológico-Mineros ITGE*, **26**: 111-112.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Canudo, J.I., Aurell, M., Bádenas, B., Cuenca-Bescós, G. & Ipas, J. 2004. Estado de las investigaciones sobre los vertebrados del Jurásico Superior y el Cretácico Inferior de Galve (Teruel). *Estudios geológicos*, **60**: 179-202.
- Salgado, L. & Bonaparte J.F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazani* gen. et sp. nov., de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, **28**: 333-346.
- Salgado, L., & Calvo, J.O. 1997. Evolution of the titanosaurid sauropods II: The cranial

- evidence. *Ameghiniana*, **34(1)**: 33-48.
- Salgado, L. & García, R. 2002. Variación morfológica en la secuencia de vértebras caudales de algunos saurópodos titanosaurios. *Revista Española de Paleontología*, **17**: 211-216.
- Salgado, L., Coria, R.A., & Calvo, J.O. 1997. Evolution of titanosaurid sauropods. I: Phylogenetic analysis based on the postcranial evidence. *Ameghiniana*, **34**: 3-32.
- Salisbury, S.W. 2001. *A biomechanical transformation model for the evolution of the eusuchian-type bracing system*. 554 pp. PhD thesis, University of New South Wales, Sydney.
- Salisbury, S. W., & E. Frey. 2001. A biomechanical transformation model for the evolution of semi-spheroidal articulations between adjoining vertebral bodies in crocodilians. In: Grigg, G.C., Seebacher, F. & Franklin, C.E. (eds.), *Crocodilian Biology and Evolution*. Surry Beatty & Sons, Chipping Norton, Australia. 85-134.
- Sánchez-Hernández, B. 2005. *Galveosaurus herreroi*, a new sauropod dinosaur from Villar del Arzobispo Formation (Tithonian-Berriasian) of Spain. *Zootaxa*, **1034**: 1-20.
- Sander, P. M. 1990. Skeletochronology in the small Triassic reptile *Neusticosaurus*. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie Animale, 13^e série*, **11**: 213-217.
- Sander, P. M. 2000. Longbone histology of the Tendaguru sauropods: implications for growth and biology. *Paleobiology*, **26**, 466-488.
- Sander, P.M., Mateus, O., Laven, T. & Knötschke, N. 2006. Bone histology indicates insular dwarfism in a new Late Jurassic sauropod dinosaur. *Nature*, **441**: 739-741.
- Santisteban, C. 1995. Los depositos continentales con facies Weald de la cubeta de Aras de Alpuente. Comarca de los Serranos. Valencia. *Geogaceta*, **17**: 16-18.
- Santisteban, C. de, Galobart, A., Gaete, R. & Company, J. 2001. Implicaciones de la presencia de huellas de dinosaurios en el límite cartográfico entre las facies Purbeck y Weald de la Cuenca Ibérica suroccidental, en el entorno de Losilla (Valencia). *Geogaceta*, **30**: 171-174.

- Santisteban, C. 2004. Ambiente sedimentario y ciclicidad estratigráfica de los materiales de la Formación ‘Arenas y Arcillas del Collado’ (Cretácico Inferior), en el sector de Alpuente (Valencia). *Geogaceta*, **35**: 15–18.
- Santisteban, C. & Esperante, R. 2004. Estructura de un cauce encajado (Incised Valley), en materiales de la Formación Calizas, areniscas y arcillas de Villar del Arzobispo, Cuenca Ibérica Suroccidental, Valencia. *Geo-Temas*, **8**: 109–112.
- Santisteban, C. de, Gaete, R. & Galobart, A. 2002. Rastros de dinosaurios en el Jurásico terminal (Facies Purbeck) de Corcolilla (Los Serranos, Valencia). In: Pérez-Lorente, F. (Ed.) *Congreso Internacional sobre Dinosaurios y otros Reptiles Mesozoicos de España. Resúmenes de las comunicaciones y ponencias*. Logroño, 59.
- Santisteban, C. de, Suñer, M. & Vila, B. 2007a. El yacimiento de icnitas de dinosaurios de Cañada Paris, Alpuente, Valencia. In: *Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su Entorno*. Salas de los Infantes, 101-102.
- Santisteban, C. de, Vila, B. & Suñer, M. 2007b. Huellas de dinosaurios conservadas en materiales de cortejo transgresivo en cauces encajados. Jurásico Superior y Cretácico Inferior de Alpuente, Valencia. *Geogaceta*, **42**: 79-82.
- Santos, V.F. 2003. *Pistas de dinossáurio no Jurássico–Cretácico de Portugal. Considerações paleobiológicas e paleoecológicas*. 365pp. Unpublished Ph.D. thesis, Universidad Autónoma de Madrid, Madrid.
- Santos, V.F., Lockley, M.G., Meyer, C.A., Carvalho, J., Galopim de Carvalho, A.M., & Moratalla, J.J. 1994. A new sauropod tracksite from the Middle Jurassic of Portugal. *Gaia*, **10**: 5–13.
- Santos, V.F., Moratalla, J.J. & Royo-Torres, R. 2009. New sauropod trackways from the Middle Jurassic of Portugal. *Acta Palaeontologica Polonica*, **54(3)**: 409–422. DOI: 10.4202/app.2008.0049.
- Sanz, J. L., Buscalioni, A. D., Casanovas, M. L. & Santafé, J. V. (1987): Dinosaurios del Cretácico Inferior de Galve (Teruel, España). *Estudios geológicos*, **Vol. Extr. Galve – Tremp**: 45-64.
- Sanz, J.L., Powell, J.E., Le Loeuff, J., Martinez, R. & Pereda-Superbiola, X. 1999. Sauropod

- remains from the Upper Cretaceous of Laño (Northcentral Spain). Titanosaur phylogenetic relationships. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, **14 (num. Especial 1)**: 235-255.
- Schwarz, D., Frey, E., & Meyer, C.A. 2007. Pneumaticity and soft-tissue reconstructions in the neck of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. *Acta Palaeontologica Polonica*, **52(1)**: 167-188.
- Schwarz-Wings, D. 2009. Reconstruction of the thoracic epaxial musculature of diplodocid and dicraeosaurid sauropods. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29(2)**: 517–534.
- Schwarz-Wings, D. & Frey, E. 2008. Is There An Option for a Pneumatic Stabilization of Sauropod Necks? – An Experimental and Anatomical Approach. *Palaeontologia Electronica*, **11(3)**: 17A,1-26p.
- Seeley, H.G. 1870. On *Ornithopsis*, a gigantic animal of the pterodactyle kind from the Wealden. *Annals and Magazine of Natural History*, Series 4, 5: 279-283.
- Sereno, P.C. 1999. The evolution of dinosaurs. *Science*, 284: 2137-2147.
- Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Moussa, B., Sadleir, R.W., Sidor, C.A., Varrichio, D.J., Wilson, G.P. & Wilson, J.A. 1999. Cretaceous sauropods from the Sahara and the Uneven Rate of Skeletal Evolution Among Dinosaurs. *Science*, **286**: 1342-1347.
- Sereno, P. C., Wilson, J.A., Witmer, L.M., Whitlock, J. A., Maga, A., Ide, O. & Rowe, T. A. 2007. Structural Extremes in a Cretaceous Dinosaur. *PlosONE*, **2(11)**: e1230.doi:10.1371/journal.pone.0001230.
- Sisson, S. 1982. Miología de los equinos. In: Sisson, S & Grossman, J.D. (Eds.) *Anatomía de los animales domésticos*, Vol. 1, Salvat, Barcelona, pp. 423-508.
- Soria A.R. 1997. *La sedimentación en las cuencas marginales del surco ibérico durante el Cretácico Inferior y su control estratigráfico*. Tesis Doctoral Universidad de Zaragoza, 363 pp.
- Stein, K., Csiki, Z., Curry Rogers, K., Weishampel, D.B., Redelstorff, R., Carballido, J.L. &

- Sander, P.M. 2010. Small body size and extreme cortical bone remodelling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *PNAS*, doi: 10.1073/pnas.1000781107.
- Suñer, M., Santisteban, C. de & Galobart, A. 2005. Nuevos restos de Theropoda del Jurásico Superior-Cretácico Inferior de la Comarca de los Serranos (Valencia). *Revista Española de Paleontología*, **número extraordinario 10**: 93-99.
- Taylor, M.P., Wedel, M.J. & Naish, D. 2009. Head and neck posture in sauropod dinosaurs inferred from extant animals. *Acta Palaeontologica Polonica*, **54(2)**: 213-220.
- Tschopp, E., Mateus, O. & Benson, R.B.J. 2015. A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). *PeerJ*, **3**: e857.
- Tsuihiji, T. 2004. The ligament system in the neck of *Rhea americana* and its implications for the bifurcated neural spines of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24(1)**: 165-172.
- Tsuihiji, T. 2005. Homologies of the transversospinalis muscles in the anterior presacral region of Sauria (Crown Diapsida). *Journal of Morphology*, **263**: 151-178.
- Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **349**: 365-390
- Upchurch, P. 1998. The phylogenetic relationships of sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **124**: 43-103.
- Upchurch P. 1999. The phylogenetic relationships of the Nemegtosauridae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**: 106-125.
- Upchurch, P., & Barrett, P.M. 2000. The evolution of sauropod feeding mechanisms. In: Sues, H.D. (ed.), *Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates: Perspectives from the Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 79-122.
- Upchurch, P., Barrett, P.M. & Dodson, P. 2004. Sauropoda. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. &

- Osmólska, H. (Eds.) *The Dinosauria, 2nd Edition*. University of California Press; Berkeley, California. pp. 259–322.
- Vanden Berge, J.C. 1982. Miología de las aves. In: Sisson, S. & Grossman, J.D. (Eds.) *Anatomía de los animales domésticos, Vol. 2*, Salvat, Barcelona, pp. 1973-2022.
- Vanden Berge, J.C. & Zweers, G.A. 1993. Myologia. In: Baumel, J.J., King, A.S., Breazile, J.E., Evans, H.E. & Vanden Verge, J.C. (Eds.) *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Second Edition, Publications of the Nuttall Ornithological Club, 189-250.
- Varricchio, D. J. 1997. Growth and embryology. In: Currie, P.J. & Padian, K. (Eds.) *Encyclopedia of dinosaurs*. Academic Press, London. Pp. 282–288.
- Verdu, F.J. Royo-Torres, R. Cobos, A. & Alcalá. L. 2015. Perinates of a new species of *Iguanodon* (Ornithischia: Ornithopoda) from the lower Barremian of Galve (Teruel, Spain). *Cretaceous Research*, **56**: 250-264.
- Vilas, L., Mas, R. García, A., Arias, C., Alonso, A., Meléndez, N. & Rincón, R. 1982. Capítulo 8. Ibérica Suroccidental. In: *El Cretácico de España*. Universidad Complutense, Madrid. 457-513.
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L. & Sanders, R.K. 2000a. *Sauroposeidon proteles*, a new sauropod from the Early Cretaceous of Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20(1)**:107-114.
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L., & Sanders, R.K. 2000b. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica*, **45(4)**:343-388.
- Wedel, M.J. 2003a. Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, **29(2)**:243-255.
- Wedel, M.J. 2003b. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23(2)**: 344-357.
- Wedel, M.J. 2004. Skeletal pneumaticity in saurischian dinosaurs and its implications for mass estimates. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24 (3)** supplement: 127A.

- Wedel, M.J. 2005. Postcranial skeletal pneumaticity in Sauropods and its implication for mass estimates. In: Curry, K.A. & Wilson, J.A. (Eds.) *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, 201-228.
- Wedel MJ. 2009. Evidence for bird-like air sacs in Saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology*, **311A**:1-18.
- Wedel, M.J., & Sanders, R.K. 2002. Osteological correlates of cervical musculature in Aves and Sauropoda (Dinosauria: Saurischia), with comments on the cervical ribs of *Apatosaurus*. *PaleoBios*, **22(3)**: 1-6.
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L., & Sanders, R.K. 2000a. *Sauroposeidon proteles*, a new sauropod from the Early Cretaceous of Oklahoma. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **20(1)**:109- 114.
- Wedel, M.J., Cifelli, R.L. & Sanders, R.K. 2000b. Osteology, Paleobiology and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Paleontologica Polonica*, **45**: 343-388.
- Weishampel, D., Grigorescu, D. & Norman, D.B. 1991. The dinosaurs of Transylvania. *National Geographic Research and Exploration*, **7**: 196–215.
- Wetherbee, D.K. 1951. Air-sacs in the English sparrow. *The Auk*, **68**: 242-244.
- Willhite, R. 2003. *Biomechanical reconstruction of the appendicular skeleton in three North American Jurassic Sauropods*. Ph. D. dissertation. Louisiana State University, Baton Rouge, 198 pp.
- Wilson, J. A. 1999. A nomenclature for vertebral laminae in Sauropods and other saurischian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19**: 639-653.
- Wilson, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **136**: 217-176.
- Wilson, J.A. 2005. Overview of Sauropod Phylogeny and Evolution. In: Curry Rogers, K.A. & Wilson, J.A. (Eds.) *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley. Pp. 15–49.

- Wilson, J.A. & Carrano, M.T. 1999. Titanosaurs and the origin of “wide-gauge” trackways: a biomechanical and systematic perspective on sauropod locomotion. *Paleobiology*, **25**: 252–267.
- Wilson, J.A. & Sereno, P.C. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Society of Vertebrate Paleontology Memoir*, **5**: 1-68.
- Witmer, L.M. 1990. The craniofacial air sac system of mesozoic birds (Aves). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **100**: 327-378.
- Witmer, L.M. 1995. The Extant Phylogenetic Bracket and the importance of reconstructing soft tissues in fossils. In: Thomason, J. (ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 19-33.
- Witmer, L.M. 1997. The evolution of the antorbital cavity in archosaurs: a study in soft-tissue reconstruction in the fossil record with analysis of the function of pneumaticity. *Journal of Vertebrate Paleontology, Memoir 3*, **17**: 1-73.
- Woodward, H. & Lehman, T. 2009. Bone histology and microanatomy of *Alamosaurus sanjuanensis* (Sauropoda: Titanosauria) from the Maastrichtian of Big Bend National Park, Texas. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **29**: 807–821. 62.
- Wright, J.L. 2005. Steps in Understanding Sauropod Biology: the importance of sauropod tracks. In: Curry Rogers, K.A. & Wilson, J.A. (Eds.) *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, Berkeley. Pp. 252–284.
- Wu, X-C. 2003. Functional morphology of the temporal region in the Rhynchocephalia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **40**: 589–607.
- Young, C.C., & Zhao, X.-J. (1972). *Mamenchisaurus hochuanensis* sp. nov. *Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology Monographs*, A, **8**: 1-30
- Zusi, R. L. & Bentz, G.D. 1984. Myology of the purple-throated carib (*Eulampis jugularis*) and other hummingbirds (Aves: Trochilidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, **385**: 1–70.

- Zusi, R.L. & Storer, R.W. 1969. Osteology and myology of the head and neck of the pied-billed grebes (*Podilymbus*). *University of Michigan Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology*, **139**: 1–49.
- Zweers, G.A., Vanden Berge, J.C. & Koppendraier, R. 1987. Avian craniocervical systems Part I: anatomy of the cervical column in the chicken (*Gallus gallus* L.). *Acta Morphologica Neerlando–Scandinavica*, **25**: 131–155.